

# THÈSE

de

DOCTORAT D'ETAT ES SCIENCES NATURELLES

---

présentée

A LA FACULTE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE L'ENVIRONNEMENT

UNIVERSITÉ DE DIJON

par

ANDRE BRUNAUD  
Agréé de l'Université

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES



RECHERCHES MORPHOLOGIQUES SUR LES APOCYNACEES ET ASCLEPIADACEES  
CONTRIBUTION A L'ETUDE DE PHENOMENES FONDAMENTAUX DE LA MORPHOGENESE CHEZ LES  
VEGETAUX SUPERIEURS.

Soutenue le 15 juin 1971 devant la Commission d'Examen

MM. C. ARNAL *Président*

|              |   |                   |
|--------------|---|-------------------|
| F. BUGNON    | } | <i>Examineurs</i> |
| J.E. LOISEAU |   |                   |
| R. NOZERAN   |   |                   |



# THÈSE

de

DOCTORAT D'ETAT ES SCIENCES NATURELLES

---

présentée

A LA FACULTE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE L'ENVIRONNEMENT

par

**ANDRE BRUNAUD**  
Agrége de l'Université

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES



**RECHERCHES MORPHOLOGIQUES SUR LES APOCYNACEES ET ASCLEPIADACEES**  
**CONTRIBUTION A L'ETUDE DE PHENOMENES FONDAMENTAUX DE LA MORPHOGENESE CHEZ LES**  
**VEGETAUX SUPERIEURS.**

Soutenue le 15 juin 1971 devant la Commission d'Examen

MM. C. ARNAL

*Président*

F. BUGNON

J.E. LOISEAU

R. NOZERAN

} *Examineurs*



# S O M M A I R E

|                                                                                                                                                                                                                                          |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| INTRODUCTION .....                                                                                                                                                                                                                       | 1  |
| Chapitre I - LES PHENOMENES DE SYMPODISATION EN<br>MORPHOGENESE ET MORPHOLOGIE DES ANGIOSPERMES                                                                                                                                          |    |
| I. Introduction.....                                                                                                                                                                                                                     | 4  |
| A - LA SYMPODISATION, PHENOMENE CLASSIQUE ET .....<br>IMPORTANT                                                                                                                                                                          | 4  |
| 1 - La notion de système ramifié organisé en sympode paraît très<br>claire (4). 2 - L'organisation en sympode est extrêmement répandue<br>(4). 3 - L'identification d'une organisation en sympode est<br>un préalable indispensable (5). |    |
| B - LA DISTINCTION ENTRE STRUCTURES MONOPODIALE ET..<br>SYMPODIALE                                                                                                                                                                       | 7  |
| 1 - Difficultés éventuelles du choix entre les deux structures (7).<br>2 - Les méthodes de démonstration (7).                                                                                                                            |    |
| C - LES DEUX MECANISMES RECONNUS DANS LA REALISATION<br>D'UN SYMPODE                                                                                                                                                                     | 10 |
| D - LES PROBLEMES A RESOUDRE.....                                                                                                                                                                                                        | 12 |
| II, Résultats obtenus par des recherches personnelles et discussion.....                                                                                                                                                                 | 12 |
| A    LES REALITES PERCEPTIBLES DANS LE PHENOMENE DE .<br>SYMPODISATION                                                                                                                                                                   | 12 |
| 1 - Deux mécanismes pour la mise en place de l'élément usur-<br>pateur (12). 2 - Précocité de l'usurpation (15).                                                                                                                         | 12 |
| B - LA DISTINCTION D'UNE LIMITE ENTRE CONSTRUCTIONS<br>MONOPODIALE ET SYMPODIALE ; LES FLUCTUATIONS A<br>L'INTERIEUR DE CHACUN DE CES MODELES                                                                                            | 21 |
| C - LA VALEUR COMPAREE DES DIVERSES METHODES .....<br>D'ETUDE DE LA SYMPODISATION                                                                                                                                                        | 23 |
| 1 - Morphologie comparée (23). 2 - Diagrammes de ramifica-<br>tion (24). 3 - Distribution spatiale des plages hétérotypiques<br>chez des plantes en chimères (25). 4 - Organogenèse externe<br>et ontogenèse (25).                       |    |
| D - EXPRESSION DES DONNEES MORPHOLOGIQUES DE.....<br>PROBLEMES DE FONCTIONNEMENT INDIVIDUEL SPECIFIQUE                                                                                                                                   | 27 |
| Bibliographie.....                                                                                                                                                                                                                       | 28 |
| Chapitre II - LA NOTION DE RAMIFICATION DICHOTOME CHEZ LES<br>ANGIOSPERMES                                                                                                                                                               |    |
| I. Données bibliographiques                                                                                                                                                                                                              |    |

|                                                                                                                                                                                |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| A - IMPORTANCE THEORIQUE ACCORDEE A LA NOTION DE DICHOTOMIE                                                                                                                    | 23 |
| B - LES DIFFICULTES RENCONTREES POUR LA.....                                                                                                                                   | 36 |
| RECONNAISSANCE DU PHENOMENE DE DICHOTOMIE                                                                                                                                      |    |
| 1 - Pas de définition satisfaisante, car pas d'études analytiques fines du processus de partage apical (36). 2 - Un effort analytique nouveau : les travaux de Bugnòn (38).    |    |
| C - IMPORTANCE DE LA COMPREHENSION DU PHENOMENE                                                                                                                                | 39 |
| II. Résultats obtenus à la suite d'observations personnelles et discussion                                                                                                     |    |
| A - LA RAMIFICATION DICHOTOME DECRITE PAR NOLAN. CHEZ L' <u>ASCLEPIAS SYRIACA</u> N'EST QU'UNE RAMIFICATION LATERALE ANTICIPEE                                                 | 40 |
| 1 - Cas de l' <u>Arauja sericifera</u> (41). 2 - Cas du <u>Gomphocarpus fruticosus</u> (44). 3 - Discussion des faits décrits par Nolan chez l' <u>Asclepias syriaca</u> (45). |    |
| B - CE TYPE DE RAMIFICATION LATERALE ANTICIPEE EST. CONNU CHEZ D'AUTRES ANGIOSPERMES                                                                                           | 47 |
| C - UN ARGUMENT COMPLEMENTAIRE : LA BIFURCATION PROVENANT D'UNE RAMIFICATION LATERALE SYMETRIQUE                                                                               | 48 |
| 1 - Les épines bifurquées des <u>Carissa</u> (48). 2 - Les rameaux bifurqués du <u>Tabernaemontana dichotoma</u> (51).                                                         |    |
| D - COMMENT PEUT-ON RESOUDRE UN PROBLEME DE .. RAMIFICATION ?                                                                                                                  | 52 |
| Bibliographie.....                                                                                                                                                             | 54 |
| Chapitre III - LA NOTION DE RAMEAU OCCUPANT UN SITE FOLIAIRE CHEZ LES ANGIOSPERMES                                                                                             |    |
| I - Aperçu historique                                                                                                                                                          |    |
| A - LES ANALYSES LES PLUS RECENTES CONCERNENT... DES ANGIOSPERMES                                                                                                              | 58 |
| 1 - L'œuvre de Cutter (58). 2 - Le travail de Raju (60).                                                                                                                       |    |
| B - DE NOMBREUX FAITS SEMBLABLES, SPONTANES OU. PROVOQUES, ONT ETE OBSERVES CHEZ LES PTERIDOPHYTES                                                                             | 60 |
| II - Observations personnelles                                                                                                                                                 |    |
| A - STRUCTURE DU MERISTEME TERMINAL, FORMATION DES FEUILLES ET DE LEUR BOURGEON CHEZ LE <u>RAUWOLFIA VOMITORIA</u>                                                             | 62 |
| B - FORMATION DES RAMEAUX LATERAUX ANTICIPES, CHEZ LE <u>R. VOMITORIA</u>                                                                                                      | 64 |

|                                                                                                                                                                                                       |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| C - FORMATION DES FEUILLES ET DES RAMEAUX ANTICIPES<br>CHEZ LE <u>RAUWOLFIA CANESCENS</u> , COMME TERME DE<br>COMPARAISON                                                                             | 66 |
| D - DISCUSSION.....                                                                                                                                                                                   | 67 |
| Bibliographie.....                                                                                                                                                                                    | 73 |
| Chapitre IV - LE GROUPE DES APOCYNACEES-ASCLEPIADACEES ET<br>LA NOTION D'ORGANES RESULTANT D'UNE MISE A<br>FLEUR INACHEVEE                                                                            |    |
| I. Données bibliographiques                                                                                                                                                                           |    |
| A - DES ORGANES PARTICULIERS, VRILLES ET EPINES, .....<br>INTERPRETES COMME INFLORESCENCES STERILES                                                                                                   | 75 |
| B - UNE CONSTRUCTION DE TYPE INFLORESCENTIEL POUR<br>DES POUSSES APPAREMMENT VEGETATIVES                                                                                                              | 76 |
| C - ORANOGENESE VEGETATIVE POUR UNE POUSSE .....<br>ENGAGEE DANS LA PHASE REPRODUCTRICE                                                                                                               | 78 |
| II. Observations personnelles                                                                                                                                                                         |    |
| A - LA MISE A EPINE COMME MISE A FLEUR INACHEVEE :<br>CAS DU <u>CARISSA MACROCARPA</u>                                                                                                                | 79 |
| B - LES "POUSSES DE RENFORT VEGETATIVES" DES <u>RAUWOLFIA</u><br>ET <u>TABERNAEMONTANA</u><br>1 - Cas du <u>Rauwolfia vomitoria</u> (82). 2 - Cas du <u>Tabernaemontana</u><br><u>dichotoma</u> (83). | 82 |
| C - L'APPARITION D'ORGANES VEGETATIFS DANS LES.....<br>SECTEURS INFLORESCENTIELS DE LA POUSSES DES<br>ASCLEPIADACEES                                                                                  | 84 |
| III. Discussion.....                                                                                                                                                                                  | 85 |
| Bibliographie.....                                                                                                                                                                                    | 90 |
| Chapitre V - LES ASCLEPIADACEES ET LA NOTION D'HELICES<br>ORANOGENES MATERIALISEES PAR LES COTES CHEZ<br>DES PLANTES CACTIFORMES                                                                      |    |
| (Données bibliographiques).....                                                                                                                                                                       | 92 |
| Observations personnelles.....                                                                                                                                                                        | 95 |
| I. ETUDE MORPHOLOGIQUE DES DIFFERENTS SYSTEMES<br>DE COTES                                                                                                                                            |    |
| A - Les systèmes stables à plus de quatre côtes.....                                                                                                                                                  | 95 |
| B - Modifications dans le système des côtes.....<br>1 - Modalités de la variation numérique (97). 2 - Modifications                                                                                   | 97 |

|                                                                                                                                                                                                                                                                             |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| spontanées liées à l'apparition d'une inflorescence (98).                                                                                                                                                                                                                   |     |
| C - Particularités phyllotaxiques longitudinales ou hélicoïdales...                                                                                                                                                                                                         | 99  |
| II - FONCTIONNEMENT MERISTEMATIQUE ET MODE D'APPARITION<br>DU SYSTEME DES COTES                                                                                                                                                                                             |     |
| A - Structure et fonctionnement du méristème chez le <u>Stapelia</u> .....<br><u>mutabilis</u>                                                                                                                                                                              | 101 |
| B - Etude du mode d'apparition du système des côtes.....                                                                                                                                                                                                                    | 104 |
| Discussion et conclusions.....                                                                                                                                                                                                                                              | 110 |
| Bibliographie.....                                                                                                                                                                                                                                                          | 115 |
| Chapitre VI - ORGANISATION ET FONCTIONNEMENT DES POUSES<br>D'ASCLEPIADACEES A INFLORESCENCES LATERALES ET<br>"EXTRA-AXILLAIRES"                                                                                                                                             |     |
| (Données bibliographiques).....                                                                                                                                                                                                                                             | 116 |
| Observations personnelles et discussion.....                                                                                                                                                                                                                                | 118 |
| I - RECHERCHES DE DONNEES PREALABLES                                                                                                                                                                                                                                        |     |
| A - Phyllotaxie dans les pousses végétatives.....                                                                                                                                                                                                                           | 118 |
| B - Bourgeons végétatifs axillaires.....                                                                                                                                                                                                                                    | 119 |
| C - Structure des inflorescences non "extra-axillaires".....                                                                                                                                                                                                                | 120 |
| 1 - Inflorescences axillaires (120). 2 - Inflorescences<br>terminales (124).                                                                                                                                                                                                |     |
| II - LES POUSES A INFLORESCENCES LATERALES PARAISSANT<br>EXTRA-AXILLAIRES                                                                                                                                                                                                   |     |
| A - Les caractères essentiels des inflorescences.....                                                                                                                                                                                                                       | 125 |
| 1 - Le diagramme de ramification est différent de celui de tous<br>les cas précédents (125). 2 - Ontogénie des divers constituants :<br>B, I et E (127).                                                                                                                    |     |
| B - Recherche d'une interprétation.....                                                                                                                                                                                                                                     | 128 |
| 1 - Discussion des éléments de l'interprétation se rapportant à<br>l'inflorescence proprement dite (130). 2 - Discussion des élé-<br>ments de l'interprétation se rapportant au fonctionnement de<br>l'axe porteur (135). 3 - Discussion de l'interprétation globale (145). |     |
| Bibliographie.....                                                                                                                                                                                                                                                          | 146 |
| RESUME.....                                                                                                                                                                                                                                                                 | 147 |
| INDEX ALPHABETIQUE DES ESPECES.....                                                                                                                                                                                                                                         | 153 |

## INTRODUCTION

---

Lorsque nous avons commencé nos recherches il y a quelques années, notre but était d'entreprendre une révision systématique des caractères morphologiques et morphogénétiques des Asclépiadacées, réalisée à partir d'un nombre maximum d'espèces, afin de résoudre en premier lieu un problème d'interprétation des pousses chez de nombreuses espèces de cette famille : on sait que chez le Vincetoxicum officinale par exemple, dont la phyllotaxie est approximativement opposée-décussée, la portion fertile de la pousse comporte à la fois des feuilles, dont le comportement phyllotaxique a peu évolué par rapport à la partie purement végétative de la plante, et des inflorescences en position inhabituelle, latérale, non axillaire, quoique couplées régulièrement à l'une des feuilles de chaque nœud. Cette architecture caulinaire exceptionnelle a été interprétée de façon très différente par de nombreux auteurs, dont les derniers en date sont Woodson (1954), Bugnon (1955), Troll (1959), Nolan (1969). Nous espérons rassembler suffisamment de documents pour asseoir de façon définitive l'une ou l'autre de ces interprétations.

En définitive, notre travail n'a pas été réalisé uniquement dans la direction initialement prévue à cause des difficultés que nous avons rencontrées pour rassembler suffisamment de matériel vivant dans la famille des Asclépiadacées. Cet inconvénient majeur fut heureusement compensé par l'importance de certains faits observés chez le relativement petit nombre d'espèces étudiées. Plus précisément, comme il nous fallait envisager les modèles fondamentaux des structures éventuellement présentes chez les Asclépiadacées d'abord ailleurs que dans les représentants de cette famille, mais au moyen d'espèces qui n'en étaient pas trop éloignées, notre recherche a porté aussi sur un certain nombre d'Apocynacées. Or il s'est avéré que ces dernières montraient des structures intéressantes pour la discussion de plusieurs notions fondamentales en morphologie et morphogenèse. C'est pourquoi nous présentons ici les résultats d'une étude ayant porté essentiellement sur l'ensemble Apocynacées-Asclépiadacées, en les répartissant en un certain nombre de chapitres distincts qui porteront successivement sur les phénomènes de sympodisation, la notion de dichotomie, la notion de rameau occupant un site foliaire, la notion de mise à fleur incomplète, la notion d'hélices organogènes matérialisées par des côtes et l'organisation des pousses d'Asclépiadacées à inflorescences interpétiolaires.

Chacun de ces chapitres comportera sa propre bibliographie ; mais en raison de la diversité des thèmes envisagés, il est certain que malgré l'effort qui a été fait, il persistera très certainement des lacunes dans ce domaine bibliographique. Néanmoins, nous pensons être arrivé à des résultats nouveaux et avoir fait œuvre utile en clarifiant certains aspects des problèmes étudiés sans pour autant considérer que la page est tournée dans chaque cas, bien au contraire.

Le matériel étudié a été obtenu à partir de graines et de boutures et cultivé en serre, presque toujours dans les conditions habituelles de température et de lumière. Certaines espèces ont pu être transférées à l'extérieur pendant les périodes favorables.

La liste des espèces étudiées est établie sous forme d'un index alphabétique placé à la fin de ce mémoire, où figurent également les espèces citées d'après les auteurs.

Les techniques utilisées sont celles de la morphologie classique, complétées le plus souvent par des coupes sériées transversales et longitudinales dans les bourgeons : fixation au mélange formol-alcool <sup>- acide acétique</sup> éthylique ou à l'alcool butylique tertiaire suivant les cas ; inclusion en cytoparaffine ; coupes le plus souvent à 10  $\mu$  d'épaisseur, parfois à 7  $\mu$  et coloration essentiellement par la Safranine et le vert Fast-Green.

Avant d'exposer les résultats de notre travail, nous ne pouvons pas oublier d'exprimer notre gratitude à tous ceux qui, de près ou de loin, ont permis sa réalisation.

On reconnaîtra au cours de la lecture qu'un certain nombre d'idées nous ont été inspirées par Monsieur le Professeur F. BUGNON. C'est en effet sous sa direction constante et patiente que nous avons poursuivi nos travaux. Dire la chance que nous avons eue de travailler avec lui est une traduction bien insuffisante de notre profonde reconnaissance.

Monsieur le Professeur L. PLANTEFOL, membre de l'Institut, a bien voulu accepter d'examiner les premiers résultats de nos recherches et de les présenter à l'Académie des Sciences ; nous le remercions respectueusement de sa bienveillance.

Nos remerciements vont également à Monsieur le Professeur C. ARNAL pour avoir accepté de présider le Jury de notre thèse et à Messieurs les Professeurs

R. NOZERAN et J.E. LOISEAU qui ont bien voulu faire partie de ce Jury.

Un tel travail n'aurait pas été possible sans un accueil favorable fait à nos demandes de matériel auprès de plusieurs jardins botaniques : Coimbra (Portugal) , Göttingen (Allemagne), Hull (Angleterre), Kirstenbosch (Afrique du Sud), Mosqua (U.R.S.S.), Münster (Allemagne), Paris (Service des Serres du Muséum), Palerme (Italie), Lyon (Parc de la tête d'or), Taschkent (U.R.S.S.) . Que les directeurs de ces jardins ainsi que Monsieur MARNIER-LAPOSTOLLE (Saint Jean-Cap Ferrat) trouvent ici le témoignage d'une profonde gratitude .

Nous avons également pu apprécier le soin apporté à nos cultures par le personnel du Service des Serres du Laboratoire de Botanique de la Faculté .

Enfin, nos sentiments de cordiale reconnaissance vont à celles qui ont contribué à la réalisation pratique de ce travail : Madame ALABOUVETTE, Biologiste au C.N.R.S. et Madame TOUVIN, Collaboratrice technique au C.N.R.S.

XXXXXX

## CHAPITRE I

# LES PHENOMENES DE SYMPODISATION EN MORPHOGENESE ET MORPHOLOGIE DES ANGIOSPERMES

### I. INTRODUCTION

#### A - LA SYMPODISATION, PHENOMENE CLASSIQUE ET IMPORTANT.

##### 1. La notion de système ramifié organisé en sympode paraît très claire.

Il est bien connu, et depuis fort longtemps, que chez les plantes dont les pousses sont ramifiées, la charpente principale du système a une organisation qui relève de deux types distincts, monopodiale ou sympodiale. Dans le premier cas, chaque branche maîtresse est d'un seul tenant sur toute sa longueur, c'est-à-dire qu'elle provient de l'activité edificatrice d'un méristème terminal unique ; dans le second cas, elle résulte d'une succession de tronçons nés les uns des autres, engendrés chacun par un méristème terminal différent et se plaçant plus ou moins dans le prolongement du segment précédent. On se reportera par exemple à la définition retenue par Troll (1937, pp. 101-102) illustrée par les cas du Lilas, du Tilleul, de l'Aesculus pavia et du Sceau-de-Salomon, notamment. Lorsque la succession est telle qu'un seul tronçon s'ajoute au précédent, ou bien que deux tronçons le remplacent, le sympode sera dit monochasial (Tilleul) ou dichasial (Lilas).

##### 2. L'organisation en sympode est extrêmement répandue.

Chez les Angiospermes, elle est connue chez d'innombrables espèces annuelles ou vivaces, et s'observe lorsque le méristème caulinaire terminal avorte (ex : Connarus fasciculatus (Hallé et Oldeman, 1970)), se trouve détruit en fin de période végétative (ex : Tilia platyphyllos), ou encore évolue en méristème générateur d'une inflorescence définie (ex : Syringa vulgaris), d'une fleur (exemples nombreux

dans les familles des Liliacées et des Renonculacées), d'une vrille (ex. : *Ancistrocladus* (Troll, 1937), *Iodes liberica* (Hallé et Oldeman, 1970)), d'une épine (ex. : *Rhamnus catharticus*), d'une pousse aérienne (ex. : rhizomes de *Carex* (Bugnon et Carle, 1966)).

Mais elle n'est absolument pas spéciale aux Angiospermes ; des sympodes sont réalisés chez des Algues (ex. : *Codium*), des Champignons (exemples chez les Mucorales des genres *Circinella*, *Mucor*), des Bryophytes (nombreux exemples chez les Mousses *Acrocarpes*), des Gymnospermes (ex. : Cycadales à cônes mâles ou femelles terminaux, Coniférales du genre *Taxodium*). Chez les Ptéridophytes, les seuls cas connus de sympodisation sont réalisés après une ramification dichotome comme, par exemple, chez les Marsiléacées.

Il s'agit donc d'un type de construction des axes ramifiés relevant de la morphologie générale des végétaux.

### 3. L'identification d'une organisation en sympode est un préalable indispensable.

La reconnaissance préalable du caractère monopodial ou sympodial d'un système ramifié est indispensable pour un certain nombre de recherches en morphologie, morphogenèse ou physiologie végétales. Ainsi que Bugnon et Bessis (1968, p. 18 et p. 25) l'ont rappelé pour le cas particulier de la Vigne, des recherches sur les corrélations de croissance entre rameaux, sur le fonctionnement des méristèmes en tant que structures où des emplacements définis sont imposés aux initiums foliaires, sur les rythmes dans le fonctionnement organogène ne peuvent être menées à bien que si l'on connaît les limites et positions respectives des axes d'ordre  $n$ ,  $n+1$ ,  $n+2$ , etc. de l'ensemble ramifié.

Voici trois autres exemples tout à fait caractéristiques à cet égard :

3a - Le *Cynocrambe prostrata*, cité par Loiseau (1969, pp. 79-80), comporte des axes assurément monopodiaux à la base, avec phyllotaxie opposée-décussée ; plus haut (fig. 1), chaque axe apparent porte des feuilles alternes, disposées en succession hélicoïdale régulière avec une divergence voisine de  $90^\circ$  et en face de ces feuilles (axillantes de glomérules femelles), des glomérules mâles dépourvus de pièce foliaire axillante. Y a-t-il structure sympodiale, comme Wydler l'a autrefois affirmé, chaque glomérule mâle représentant l'extrémité déjetée latéralement d'un tronçon d'axe

très court, à une seule feuille ? Dans ce cas, il serait évidemment sans objet de songer à l'étude de cette espèce pour la compréhension des phénomènes phyllotaxiques. Y a-t-il au contraire, comme le pense Loiseau, structure monopodiale, avec un seul axe réel le long duquel auraient été mis en place, par un seul méristème terminal, une hélice de feuilles à glomérules femelles et une hélice de glomérules mâles à bractée absente ? Dans ce cas au contraire, le physiologiste ou le morphogénéticien disposeraient d'un matériel particulièrement utile pour les études sur le fonctionnement méristématique, avec potentialités très différentes (anisophyllie et anisocladie simultanées) de deux centres générateurs qui étaient foliaires dans la portion basale végétative.

3b - Le Vinca rosea est considéré par Nougarede (1969, p. 270) comme l'un de ces cas exceptionnels où "la structure et le fonctionnement du méristème reproducteur sont absolument identiques à ceux de l'apex végétatif" ; il est regrettable que cette idée se fonde sur l'interprétation par Boke de la pousse fertile, interprétation dont nous verrons plus loin qu'elle est erronée.

3c - Le Blumenbachia hieronymi (fig. 4) fut décrit par Bugnon, Deschatres et Loiseau (1954) comme ayant une constitution monopodiale et une pousse à fleurs axillaires disposées le long d'une hélice, alors qu'au contraire Troll (1969, p. 235) y décrit l'existence d'une constitution sympodiale ; si cette dernière interprétation se trouvait vérifiée, il est évident qu'on ne saurait choisir cet exemple pour asseoir la notion d'une relative autonomie d'hélices foliaires le long d'un axe générateur unique.

L'importance de l'identification des structures en monopode ou en sympode chez les végétaux actuels est d'autant plus grande que certaines théories phylogénétiques font intervenir ces deux modalités et le passage de l'une à l'autre au cours de l'évolution. On se reportera par exemple à l'exposé de la théorie du télome (Zimmermann, depuis 1930). Une bonne connaissance des phénomènes actuels ne peut alors qu'être utile dans l'élaboration ou la discussion de la partie d'un schéma théorique où les modèles monopodial et sympodial jouent un rôle plus ou moins grand.

Enfin, l'acquisition de l'habitude d'une analyse correcte et détaillée des phénomènes de sympodisation pourra servir à l'étude des problèmes qui ne concernent pas la ramification proprement dite, mais des phénomènes de remplacement d'organes comme on en observe au cours de l'embryogène chez les plantes monocotylées (Guignardet Mestre, 1969) notamment.

## B - LA DISTINCTION ENTRE STRUCTURES MONOPODIALE ET SYMPODIALE.

### 1 - Difficultés éventuelles du choix entre les deux structures.

Les exemples du Cynocrambe protrata et du Blumenbachia hieronymi, cités précédemment, montrent qu'il n'est pas toujours facile d'établir aisément une distinction entre les deux structures, d'autant plus qu'elles peuvent présenter le même aspect final, avec axe unique apparent et organes ou appendices latéraux identiques en même disposition relative. La ressemblance est parfaite entre une grappe feuillée à phyllotaxie opposée-décussée et fleurs axillaires disposées suivant le mode hélicoïdal (fig. 2) et une cyme unipare hélicoïde dont chaque tronçon comporte deux feuilles, une fleur et un seul bourgeon usurpateur (fig. 3).

Cette difficulté éventuelle est à l'origine d'un choix arbitraire entre l'une ou l'autre des deux structures, dans des cas d'interprétation délicate comme ceux souvent réalisés chez les Ampélidacées (Bugnon, 1953), les Asclépiadacées (Bugnon, 1955), etc.

Pour une part, c'est cette difficulté qui oblige souvent à l'utilisation de plusieurs méthodes pour une démonstration de la nature sympodiale ou monopodiale d'un système ramifié.

### 2 - Les méthodes de démonstration.

2a - La morphologie comparée permet d'orienter la recherche ; les exemples sont nombreux de l'utilisation de cette méthode ; ainsi, dans une famille où les inflorescences sont typiquement des cymes (Caryophyllacées par exemple), on pourra considérer comme plausible l'hypothèse de la structure sympodiale lorsqu'il se trouvera des inflorescences ayant finalement l'aspect d'une grappe dorsiventrale (Silene gallica par exemple), sous réserve d'une vérification ultérieure par un autre moyen.

2b - Les diagrammes de ramification peuvent lever une ambiguïté dans bien des cas, chaque fois que le niveau préfoliaire d'un axe est caractérisé par une

morphologie ou une disposition singulière des préfeuilles. Si cette disposition se retrouve à la fois, chez la même plante, à la base de bourgeons évidemment latéraux et le long de l'axe principal apparemment monopodial, c'est que ce dernier résulte en fait de la mise bout à bout de rameaux d'ordre successif  $n$ ,  $n+1$ ,  $n+2$ , etc. Bugnon et Bessis (1968, p. 14) ont par exemple rappelé qu'il en est bien ainsi chez le Pelargonium zonale.

Le problème posé par le Blumenbachia hieronymi (voir p. 6) peut recevoir un élément de solution avec cette méthode (fig. 4) : chaque bourgeon floral, latéral selon certains auteurs, terminal d'un tronçon de sympode selon d'autres, présente sous la fleur deux feuilles réduites, subopposées, à légère convergence axoscope ; ces caractères de réduction et de convergence indiquent clairement qu'il s'agit de pré-feuilles et par conséquent, dans la zone fertile, le Blumenbachia est construit en monopode ; les bourgeons floraux apparaissent à l'aisselle des feuilles d'une hélice alors que les bourgeons de l'autre hélice foliaire restent dormants, accidentellement seulement développés en fleur.

Cette méthode, si utile soit-elle, n'est pourtant pas toujours applicable. Il suffit que le niveau préfoliaire soit semblable, dans tous ses caractères, aux niveaux foliaires suivants pour que l'établissement d'un diagramme interprétatif ne soit plus possible. C'est ce qui se passe dans l'inflorescence du Silene gallica et, comme nous le verrons plus loin, dans la pousse fertile du Vinca rosea.

## 2c - Etude de la distribution spatiale des plages hétérotypiques, chez des plantes en chimère de type sectorial.

En principe, une anomalie transmissible d'une cellule à toutes ses descendantes fournit une plage hétérotypique longitudinale plus ou moins large et plus ou moins longue suivant la position de la cellule-souche dans le méristème et le temps de passage de sa descendance ou d'elle-même dans la zone active de ce méristème ; si le passage a lieu de façon sectoriale et que le méristème terminal soit rejeté par le développement d'un bourgeon usurpateur né sur un autre secteur par rapport à ce méristème terminal, la plage hétérotypique disparaîtra dans la portion du méristème rejetée latéralement. Au contraire, si le méristème continuait son fonctionnement suivant le type monopodial, la plage hétérotypique pourrait se perpétuer plus ou moins longtemps au-dessus du lieu de formation d'un rameau latéral.

Ceci permet donc théoriquement de distinguer entre les deux organisations et a fait l'objet de recherches chez la Vigne par exemple (Reichardt, 1955 ; Breider, 1953 ; voir Bugnon et Bessis, 1968, p. 22 et fig. 10 p. 19). En fait, le nombre de travaux réalisés au moyen de cette méthode est encore très limité.

2d - Organogenèse de la pousse. L'observation directe de l'apparition et de la croissance des organes, au moyen d'examen morphologiques externes, sera une excellente méthode pour apprécier le lieu d'origine d'un bourgeon et l'évolution de ses rapports avec les bourgeons voisins. A condition de rechercher les tout premiers stades de formation de ce bourgeon, on pourra ainsi connaître son caractère terminal ou latéral et assister à l'usurpation éventuelle, lorsqu'une construction sympodiale se réalise. On sait l'intérêt des recherches de Payer (1857) sur les inflorescences et le grand nombre de faits accumulés par cet auteur.

Mais il est indispensable de s'intéresser particulièrement aux lieux et modalités d'apparition des bourgeons ; on risque autrement, en prenant comme point de départ une étape à peine plus tardive, de se méprendre sur les rapports de position relative entre deux organes, surtout si l'un d'eux est accéléré dans son évolution. C'est sans doute à ce défaut de précaution que Brandt (1911) doit d'avoir cru constater la position terminale des vrilles chez diverses Ampélidacées (Bugnon, 1953, p. 94), avant leur rejet latéral final le long du sarment ; en réalité la position terminale était déjà secondaire, succédant à une position initiale franchement latérale, près du sommet du méristème caulinaire principal. De la même façon, Ginsburg-Ardre (1966), après avoir décrit comme sympodiale la structure d'un Pterosiphonia (Rhodophytes), constate avec l'étude de Ceramium qu'il s'agit en réalité d'une construction sympodiale : une initiale latérale, B, se développe à partir de la sous-apicale de l'axe principal, puis une inhibition momentanée de l'apicale, A, fait que le rameau latéral issu de B prend à son début un développement prépondérant ; l'observation à ce stade relativement tardif pouvait effectivement conduire à la même erreur que celle de Brandt pour les Ampélidacées.

2e - Ontogenèse de la pousse. Etudiée au moyen de coupes transversales et longitudinales sériées, elle ajoute aux qualités de la méthode précédente de nouveaux avantages, qui concernent spécialement l'accès de l'investigation aux phases qui précèdent la formation des bourgeons ; c'est donc une méthode de choix pour la résolution des problèmes précis à résoudre dans le domaine de la construction d'une pousse

ramifiée. Toutes les recherches modernes doivent comporter au moins le recours aux données ontogéniques.

## C - LES DEUX MECANISMES RECONNUS DANS LA REALISATION D'UN SYMPODE.

La réalisation du phénomène de sympodisation est différente, d'après un certain nombre d'auteurs, suivant que le phénomène de rejet est perceptible dans le développement ontogénique, ou non perceptible.

1 - Si le rejet est perceptible, il s'agit alors d'un déplacement mécanique, lié au fort développement de l'élément usurpateur et ceci quelle que soit la précocité d'apparition de ce dernier. Nous disposons sur ce rejet mécanique d'un petit nombre de données ontogéniques précises ; nous avons par exemple signalé nous-même (Brunaud, 1968-b) comment la sympodisation se réalise chez le Fumaria capreolata (fig. 5). Lorsqu'il commence sa transformation inflorescentielle, au-dessus d'un niveau végétatif à deux ou trois feuilles alternes (fig. 6 à 10), l'apex d'un tronçon de sympode est parfaitement dans l'axe de la base (fig. 11 et 12) ; il le demeure quand la grappe est bien différenciée (fig. 13 et 14 pour T'), avec ébauches florales en cours d'évolution. Ce n'est en fait que lorsque le bourgeon usurpateur T', issu de l'aisselle des f3, aura lui-même subi une évolution telle qu'il aura formé ses feuilles végétatives et l'ébauche de son inflorescence terminale (G') que la grappe G commencera à se trouver déviée de sa position primitive (fig. 14 et 15). Le mécanisme en cause est donc bien ici un rejet latéral subi passivement par le jeune méristème inflorescentiel et provoqué par la rapide évolution anticipée du bourgeon usurpateur.

On retrouve un modèle de sympodisation très semblable chez le Phytolacca decandra (Nougarède et Rondet, 1969). Chez cette espèce, dont l'évolution du méristème terminal a été suivie dès la germination, on assiste à la transformation du méristème végétatif en méristème préfloral entre le 15<sup>ème</sup> et le 18<sup>ème</sup> plastochrone ; pendant que la jeune grappe se constitue, le méristème axillaire de la dernière production foliaire végétative s'organise, entre en fonctionnement actif et le nouveau méristème végétatif qui en résulte rejettera la grappe en position latérale, oppositifoliée.

Le phénomène reste le même lorsque l'usurpation est plus précoce. Favard (1960) chez le Myosotis alpestris, Bonnard (1961) chez le Nicotiana glutinosa décrivent

des exemples d'apparition pratiquement contemporaine pour la fleur et le bourgeon usurpateur, dans des inflorescences scorpiolides ; ni la fleur, ni le bourgeon usurpateur n'occupent au début une position exactement dans le prolongement du tronçon basal ; mais très vite le bourgeon usurpateur s'accroît et la fleur isolée sera plus nettement rejetée de côté.

Plus récemment, Wibaut (1965) a également analysé un phénomène d'usurpation très précoce, chez le *Mirabilis jalapa* ; d'après cet auteur, dès l'achèvement du second plastochrone, l'apex de la plantule se transforme (voir fig. 41), avec distribution des cellules en trois ensembles dont l'un, latéral, prend immédiatement la prééminence et assurera le devenir du rameau, pendant que l'ensemble médian, de faible volume, sera pratiquement absorbé par le méristème usurpateur néoformé, et que le second ensemble latéral sera rejeté sur le côté en occupant ainsi une situation semblable à celle d'un bourgeon axillaire de F2. La description des faits est conforme aux observations précédentes de Champagnat et Laurent (1956), mais l'interprétation morphologique est ici tout à fait originale.

2 - Si aucun rejet n'est perceptible au cours des observations ontogéniques et que l'auteur affirme néanmoins la réalité de la structure sympodiale, un mécanisme différent doit être invoqué, qui fait appel à une accélération du développement telle que la position latérale du sommet d'un tronçon est acquise d'emblée, de même que la position terminale du bourgeon usurpateur. C'est la notion classique de phénomène congénital, appliquée ici à la formation congénitale d'un sympode. L'idée est ancienne et, sans recourir à l'analyse bibliographique des premiers travaux, il suffira de se reporter à l'exposé de Troll (1937, p. 30) qui exprime clairement la notion ; Troll utilise le mode d'expression général suivant : si un phénomène se déroule en un certain nombre d'étapes A B C D E, qui se succèdent normalement dans cet ordre, le processus E pourra apparaître de façon anticipée, avant que les étapes C et D aient été franchies : A B (C D) E. La première apparition, latérale, d'un méristème qui aurait dû être terminal puis rejeté latéralement, est considérée comme relevant du même type d'anticipation ontogénique.

Cette idée paraît couramment admise par nombre d'auteurs, alors qu'elle est vivement combattue par d'autres. En France, Bugnon (1953, p. 145) par exemple, s'est opposé à cette interprétation du mécanisme de sympodisation chez les Ampélidacées, là-même où Troll voyait un exemple aussi simple qu'instructif de formation congénitale d'un sympode.

## D - LES PROBLEMES A RESOUDRE.

Les données brièvement rappelées ci-dessus montrent que des observations approfondies sur un matériel d'étude approprié pourraient être utiles à la discussion d'un certain nombre de problèmes : quelle valeur doit-on accorder à chacune des méthodes : morphologie comparée, diagramme de ramification, distribution spatiale des plages hétérotypiques d'une chimère, organogenèse et ontogenèse pour l'établissement de la structure monopodiale ou sympodiale d'un système ramifié déterminé ? Les mécanismes qui interviennent pour provoquer le rejet d'un sommet de tronçon d'un système sympodial, lorsqu'ils sont perceptibles, correspondent-ils toujours à un déplacement mécanique subi passivement par ce sommet ? Peut-on établir une gamme complète des cas réels différant par une précocité de plus en plus grande dans le rejet du sommet de l'axe principal, jusques et y compris des cas à formation congénitale du sympode, ou bien la gradation dans l'anticipation a-t-elle une limite qui créerait un hiatus entre les deux modalités supposées de la sympodisation ? Que faut-il penser enfin du mécanisme hypothétique connu sous la dénomination de formation congénitale d'un sympode ? Y a-t-il chez les Angiospermes, d'autres possibilités de sympodisation que celles faisant intervenir un axe principal et les bourgeons axillaires de ce dernier ?

## II - RESULTATS OBTENUS PAR DES RECHERCHES PERSONNELLES ET DISCUSSION.

### A - LES REALITES PERCEPTIBLES DANS LE PHENOMENE DE SYMPODISATION.

#### 1 - Deux mécanismes pour la mise en place de l'élément usurpateur.

C'est ce qui ressort déjà de notre étude (1968-a) des méristèmes terminaux de la pousse fertile du Vinca rosea (Apocynacées). A l'état développé, cette pousse apparaît comme un axe dressé prolongeant la partie végétative, muni de couples foliaires qui ne sont pas exactement décussés et de fleurs latérales groupées par deux, associées à l'une des feuilles de chaque couple (fig. 16 et 17). En fait, des deux fleurs formées à chaque niveau, l'une, plus précoce, est en position extra-axillaire, tandis que l'autre, un peu plus tardive, occupe vraiment l'aisselle d'une feuille.

La constitution réelle de l'ensemble ne paraît pas avoir été établie de façon

définitive, comme Boke (1947) l'a fait remarquer. Divers auteurs en font un sympode, comme le pensait déjà Eichler (1875, p. 251) : Demeter (1922, p. 130) observe de jeunes bourgeons et constate la position primitivement terminale des deux fleurs ; Schoute (1938, p. 475) voit dans la fleur la plus précoce une fleur terminale et interprète sa déviation ultérieure comme la résultante de deux poussées inégales provoquées par le développement des deux bourgeons axillaires, l'un végétatif et usurpateur, l'autre floral ; Woodson (1935) aboutit à une conclusion identique par des recherches de morphologie comparée. Au contraire, Schumann (1895) admet que les fleurs sont axillaires chez les *Vinca* et *Lochnera* ; Boke serait assez favorable à cette solution, sur la base d'une étude ontogénique, parce que le dernier primordium floral se différencie d'emblée en position davantage latérale que terminale et qu'il semble avoir une origine commune avec le primordium de la feuille la plus proche. Nous avons déjà signalé le choix de Nougarié (1965, p. 250) en faveur de l'interprétation donnée par Boke.

Appelons tronçon T tout segment de la plante comprenant un couple foliaire, les deux fleurs associées et l'entre-nœud sous-jacent. Au moment où débute son évolution, juste au-dessus du dernier nœud qui vient de se constituer, ce tronçon présente l'aspect d'un dôme indivis (fig. 18), à axe vertical, avec une section légèrement aplatie sur la face adjacente au tronçon précédent. Rapidement, deux primordiums foliaires s'individualisent (fig. 19) de telle façon qu'une légère convergence axosopée ménage un espace abaxial assez important et qu'une légère inégalité dans la rapidité d'évolution permet de distinguer une feuille F1 et une feuille F2. Dans un troisième temps, la partie la plus apicale du tronçon T tend à s'infléchir en direction abaxiale (fig. 20a), tandis qu'un foyer méristématique à base circulaire et axe d'élongation vertical apparaît à l'aisselle de F1 (fig. 20 b et c). C'est d'ailleurs à peu près à cette phase du développement que naissent les primordiums des premiers sépales de la fleur FL1, dans la portion apicale infléchie. Enfin, alors qu'un autre foyer méristématique se crée à l'aisselle de F2, chacun des éléments précédents évolue pour son propre compte : le sommet de T poursuit son inflexion et se transforme en la jeune fleur FL1 (fig. 21 a et b) ; le bourgeon axillaire de F1 devient un tronçon T' dont l'accroissement achève le déplacement de la fleur FL1 (fig. 21c) ; le bourgeon axillaire de F2 fournira la fleur FL2 (fig. 21 b).

Ainsi, la fleur FL1 représente bien le sommet transformé du tronçon T envisagé et la construction d'ensemble de la pousse fertile est de type sympodial. Chaque segment de l'ensemble comporte une feuille inférieure, dont le bourgeon est à évolution anticipée et deviendra usurpateur, une feuille supérieure axillant une fleur, puis la fleur

terminale. La courbure très précoce de cette dernière et le fait que F2 ne paraisse pas d'abord éloignée de la fleur par la constitution, plus tardive, de la seconde fleur expliquent que Boke ait pu songer à une structure monopodiale.

Du point de vue des mécanismes de la sympodisation, nous constatons donc ici l'intervention de deux facteurs ; le premier consiste en une courbure autonome du méristème terminal au moment de sa transformation florale ; le futur bourgeon usurpateur T' est encore insuffisamment développé au début pour exercer une contrainte mécanique quelconque sur le méristème terminal ; le second est le rejet latéral subi passivement par le jeune méristème floral déjà infléchi, à la suite du développement anticipé du bourgeon usurpateur ; c'est ce second mécanisme qui était seul bien connu des auteurs.

Par parenthèse, on peut relever ce qui n'est sans doute qu'une coïncidence, car les réalités physiologiques sont différentes : parmi les modèles d'architecture des arbres décrits par Hallé et Oldeman (1970), le modèle dit de Champagnat se caractérise (p. 117) par une succession en sympode d'articles dont chacun présente deux portions à comportement différent : une portion basale orthotrope et une portion distale plagiotrope et le relais d'un article au suivant a lieu dans la zone de courbure ; or, selon les auteurs, le Vinca rosea appartient justement à ce modèle.

La dualité des mécanismes est encore plus nette chez l'Hoya bella (Asclépiadacées) parce que les deux phénomènes sont davantage dissociés dans le temps (Brunaud, 1968-d). Pendant une phase végétative, le méristème terminal évolue de façon banale pour une espèce à phyllotaxie opposée-décussée. On notera seulement le fait que la période d'aire minimale est suffisamment prolongée pour que les deux derniers primordiums et leur territoire d'insertion aient le temps d'acquérir un fort volume relatif (fig. 22). La transformation inflorescentielle affecte le point végétatif terminal dès la fin d'une période d'aire minimale ; elle s'accompagne d'une élongation d'un petit massif méristématique, avec inflexion spontanée (fig. 23) ; or le bourgeon usurpateur a une évolution relativement lente et c'est nettement plus tard qu'il exercera une contrainte mécanique sur la jeune inflorescence (fig. 24 et 25).

La courbure autonome du méristème floral ou inflorescentiel a une conséquence immédiate sur l'orientation de l'aire gemmaire où apparaît le bourgeon usurpateur ; habituellement, cette dernière devrait être plus ou moins inclinée, avec axe

d'élargissement gemmaire assez rapproché de l'horizontale. Mais la courbure a pour effet d'amener cette aire en position sensiblement horizontale, l'axe d'élargissement gemmaire étant vertical. Dès le début, la croissance du bourgeon usurpateur interviendra donc dans le prolongement exact de la portion végétative du tronçon de sympode sous-jacent.

Il est intéressant de noter que la courbure spontanée du méristème au moment de sa transformation en élément reproducteur n'est pas sans rappeler des phénomènes connus pour des filaments de Champignons par exemple, comme dans le cas tout récemment décrit des conidies sur les corémies du genre Doratomyces (Breton, 1971).

## 2 - Précocité de l'usurpation.

2a - Il existe une gradation dans cette précocité. Les rapports chronologiques entre la transformation de la partie apicale d'un tronçon de sympode, l'entrée en évolution du bourgeon usurpateur et le rejet du segment terminal qui en résulte ne sont pas toujours les mêmes suivant les espèces. C'est là une notion qu'on peut déjà déduire des faits antérieurement connus : chez le Fumaria capreolata (Brunaud, 1968-b) et le Phytolacca decandra (Nougarède et Rondet, 1969), la mise à fleur s'accomplit jusqu'à une phase fort avancée de la construction inflorescentielle (bractées, ébauches florales) alors que le sommet du tronçon sympodial est encore en position terminale par rapport à la portion végétative sous-jacente. C'est donc assez tard que le bourgeon usurpateur prend le relais et rejette l'inflorescence en position latérale oppositifoliée. Au contraire, chez le Myosotis alpestris (Favard, 1960), le bourgeon usurpateur est contemporain de la création du méristème floral supposé terminal et le phénomène de sympodisation débute dès ce moment.

Nous retrouvons des faits semblables chez les Apocynacées et Asclépiadacées ; le cas du Vinca rosea a déjà été analysé plus haut : il constitue un exemple d'usurpation très précoce, puisque l'inflexion de la fleur terminale, l'apparition de la seconde fleur à l'aisselle de F2 et l'entrée en évolution du bourgeon usurpateur, axillaire de F1, sont presque contemporains. Au contraire, chez un jeune plant de Carissa macrocarpa, espèce épineuse pour laquelle le méristème terminal subit une transformation en système spinescent, l'usurpation intervient longtemps après l'individualisation de ce système.

Ici, chaque tronçon de sympode comporte une base végétative à deux

paire de feuilles, plus rarement trois, en disposition opposée-décussée. Le méristème gemmaire à l'origine d'un segment de sympode apparaît de façon assez précoce, à peu près en même temps que débute la construction des deux premières bractées du système épineux (fig. 26) ; cependant la phyllotaxie opposée-décussée fait qu'il y a un contact direct entre le méristème terminal et le jeune méristème gemmaire avec shell-zone bien caractérisée (fig. 27) ; mais avant que le bourgeon axillaire soit devenu suffisamment volumineux pour rejeter de côté le système épineux terminal, ce dernier aura largement eu le temps d'achever son organisation et sa maturité (fig. 28). Au total, si le moment d'apparition du bourgeon est relativement précoce, c'est-à-dire presque habituel pour un bourgeon axillaire (niveau appendiculaire n-1 par rapport au méristème terminal), le moment où intervient la sympodisation est fort tardif, plus tardif encore que chez le Fumaria capreolata.

On pourrait donc concevoir l'existence d'une gradation dans la précocité de l'usurpation, suivant les termes ci-dessous :

- usurpation très précoce à partir d'un bourgeon axillaire d'apparition très précoce (type Vinca rosea)
- usurpation peu précoce à partir d'un bourgeon axillaire d'apparition précoce (type Hoya bella)
- usurpation tardive à partir d'un bourgeon axillaire d'apparition précoce (type Carrissa macrocarpa)
- usurpation tardive à partir d'un bourgeon axillaire d'apparition tardive (ce type doit exister dans des cas de disparition du méristème terminal à la fin de la période de végétation avec reprise, à la période suivante, par un bourgeon axillaire sous-jacent).

Mais un problème plus important est posé ; c'est celui de trouver quelle limite, si elle existe, cette gradation peut atteindre lorsque la précocité est de plus en plus grande. On ne peut répondre à cette question qu'après avoir analysé la notion de formation congénitale d'un sympode.

2b - La notion de formation congénitale d'un sympode n'a pas de valeur en morphogenèse. Ayant étudié des cas de sympodisation très précoce, nous pourrions les comparer d'abord à d'autres cas où, chez des espèces du même groupe de familles, une convergence morphologique finale amène les inflorescences en position latérale non axillaire. Un bon exemple sera celui de l'Oxypetalum coeruleum (Brunaud, 1968-c).

b1 - La pousse florifère de l'Oxypetalum coeruleum prolonge une partie de l'axe à phyllotaxie opposée-décussée ; elle comporte une succession rythmique de nœuds à deux feuilles axillantes chacune d'un bourgeon végétatif, et une inflorescence pauciflore longuement pédonculée (fig. 29), à insertion extra-axillaire dans le plus grand espace interpétiole, mais en proximité d'une des feuilles du couple (fig. 30). On constate donc bien une grande similitude avec l'aspect des pousses fertiles du Vinca rosea.

S'agit-il encore d'une construction sympodiale, chez l'Oxypetalum coeruleum et les espèces construites sur le même modèle ? Pour certains auteurs, l'inflorescence représente bien la terminaison d'un segment d'axe (Wydler, 1860 ; Demeter, 1922 ; Goebel, 1931 ; Woodson, 1954 ; Schoute, 1937 ; Troll, 1959) ; le phénomène se compliquerait d'une concurrence entre le rameau usurpateur et le pédoncule inflorescentiel, qui ne serait libéré qu'au niveau des deux préfeuilles (et seules feuilles) de ce rameau (L. et A. Bravais, 1837 ; Payer, 1842 ; Eichler, 1875). Pour d'autres auteurs, l'inflorescence n'est que partiellement le sommet d'un segment de sympode, l'autre portion engendrant le segment suivant (théorie de la partition : Clos, 1861 ; Royer (1881-1883 ; Warming, 1872 ; Nolan, 1969). Enfin, Hochstetter, (1850), Champagnat (1949), Bugnon (1955) pensent que l'inflorescence est réellement un rameau latéral porté par un axe unique monopodial. Les arguments invoqués par tous ces auteurs ne font que bien rarement appel à des données de l'ontogénie ; seuls Warming, Bugnon, Nolan ont apporté quelques précisions à ce sujet, mais partielles. Nous indiquons ci-après les principaux faits observés chez l'Oxypetalum coeruleum.

Dans la phase purement végétative, l'apex présente des variations de volume assez importantes au cours d'un plastochrome, passant d'une hauteur de 10  $\mu$  environ en période d'aire minimale à 50  $\mu$  en période d'aire maximale. Il engendre des initiums foliaires exactement opposés-décussés, les deux feuilles d'un couple étant parfaitement synchrones (fig. 31). Mais au cours des derniers plastochrones qui précèdent l'apparition des nœuds à inflorescence, la phyllotaxie devient bijuguée (fig. 32) et l'initiation des deux feuilles d'une paire devient légèrement asynchrone, ce qui est sans doute une des explications à la faible anisophyllie constatée (fig. 32 c et d).

Des modifications supplémentaires caractérisent l'activité du méristème lorsque la phase reproductrice est atteinte : à chaque période d'organogénèse, ce ne sont plus deux, mais trois foyers d'initiation qui apparaissent, de dimensions inégales

(fig. 33) ; il y a deux initiums foliaires non exactement synchrones, F et F' ; quant au troisième élément, il s'individualise à peu près en même temps que F' : c'est l'inflorescence, I, dont un bord est au contact de la feuille F.

L'apex acquiert une forme assez irrégulière (fig. 33 b, c et 34), en raison des tendances à l'asynchronisme, aux différences de volume des primordiums et aux insertions non diamétralement opposées, d'autant plus que les cycles de constitution des trois éléments tendent aussi à s'engrener les uns dans les autres : la première feuille F du groupe de trois pièces suivant commence à s'initier alors que les plus élevées des pièces du cycle précédent ne sont pas encore séparées du méristème.

Par ailleurs, une modification sans doute secondaire intervient dans les rapports chronologiques entre la feuille isolée et l'ensemble de l'autre feuille et de l'inflorescence qui est à son contact (fig. 35) : bien que F reste la première apparue, si l'on en juge par les premiers stades d'un cycle d'initiations et par son degré de différenciation tissulaire, sa base d'insertion reste plus longtemps associée au méristème, de même que l'inflorescence, rapidement très volumineuse, garde un contact prolongé avec tout à la fois le méristème général et la feuille voisine.

Malgré les variations ou complications, ce qu'il importe de souligner dans cette évolution du méristème est que tous les foyers d'initiation sont strictement latéraux, ceux des feuilles bien entendu, mais aussi ceux des inflorescences ; un méristème générateur unique, à axe de croissance vertical et à fonctionnement continu élabore feuilles et inflorescences dans sa portion annulaire subapicale. Le diagramme de la figure 30, établi d'après l'étude ontogénique de bourgeons sur coupes transversales sériées, est à interpréter comme suit, sur le plan strictement ontogénique et morphogénique : le long d'un axe principal unique, des groupes de trois éléments latéraux (deux feuilles et une inflorescence) se succèdent en alternance, de telle façon qu'ils se répartissent sur six orthostiques diamétralement opposées deux à deux à raison de deux génératrices fertiles et quatre foliaires. La pousse florifère de l'Oxypetalum coeruleum se comporte donc comme un système monopodial.

b2 - S'il est admis que la pousse de l'Oxypetalum coeruleum ou celle des espèces construite sur le même modèle se comporte ontogéniquement comme un monopode, nombre d'auteurs admettraient pour elles la structure fondamentale en sympode, avec sympodisation congénitale, l'étape E de la formulation adoptée par Troll étant ici

l'étape de position latérale du sommet déjeté. Or nous ferons remarquer les deux points suivants : d'abord, en admettant cette solution, on arrive à une situation absolument incompréhensible dans laquelle un point végétatif latéral, d'ordre  $n+1$ , serait formé, en situation terminale, avant que n'apparaisse le point végétatif terminal d'ordre  $n$  ; comment expliquer que le matériel cellulaire qui doit provenir de la prolifération localisée d'une masse préexistante se constitue avant celle-ci et lui donne même naissance ?

Ensuite, si on essaie d'exprimer les étapes du fonctionnement formulées par Troll en A B C D E, d'abord dans un système sympodial totalement développé c'est-à-dire ontogéniquement analysable, il y a une succession : A B C, fonctionnement du méristème terminal en place - D, rejet latéral (avec ou sans courbure autonome associée) - E, position latérale finale, par rapport à l'axe de la nouvelle génération, mais représentant la terminaison du tronçon de même génération ; la sympodisation est réalisée par un méristème latéral apparu au niveau de la phase C et parcourant les étapes équivalentes A' B' C' D' E', etc. Dans un système monopodial, un méristème unique montre sur le même axe et sans interruption les successions A B C, puis à nouveau A B C, etc. ; l'inflorescence est un foyer latéral, donc E', engendré par les flancs du méristème principal orthotrope arrivé en phase C et continuant son fonctionnement (nouveau cycle A B C) au-dessus du lieu de formation de l'inflorescence. Comment s'exprime la formation congénitale d'un sympode ? Un méristème parcourt les étapes A B C E, puis A' B' C' E', etc. c'est-à-dire que l'inflorescence E, à valeur terminale, apparaît latéralement sur l'axe devenu par conséquent monopodial : c'est le "sympode congénitalement monopodisé". Or, dans le système réalisé chez Oxypetalum coeruleum, on peut facilement montrer par une étude ontogénique continue qu'il n'y a pas de stade E latéral, mais qu'il s'agit en fait d'une étape E' ne modifiant pas la continuité fonctionnelle du méristème.

Ajoutons que certains cas de sympodisation, comme celui de l'*Hoya bella* (voir p. 14) semblent à priori plus favorables à la conception de formation congénitale à cause de l'inflexion spontanée du méristème terminal devenant inflorescentiel, ce qui place d'emblée le méristème gemmaire usurpateur dans le prolongement de l'axe sous-jacent. Cependant, là encore, une étude ontogénique continue permet de constater

que le méristème terminal d'un segment parcourt intégralement la séquence des phases A B C D E. Cette perception des phases de l'évolution du méristème est d'autant plus facile chez un Hoya bella que l'élément usurpateur n'évolue pas très rapidement. Mais il existe certainement des exemples d'une courbure autonome associée à une évolution extrêmement précoce du bourgeon usurpateur ; le rapprochement des phénomènes dans le temps ajouterait certes une difficulté à l'analyse ontogénique, mais celle-ci doit cependant permettre la perception de toutes les phases de l'évolution.

Ainsi, sur le plan de la logique, la conception même de formation congénitale d'un sympode est insoutenable ; sa présentation reste superficielle, car elle n'est supportée par aucun fait d'analyse. Qu'une inflorescence se place sur un sympode typique ou qu'elle apparaisse sur un axe monopodial, la même situation latérale finale n'est qu'un phénomène de ressemblance topographique.

b3 - L'assimilation du cas de l'Oxypetalum coeruleum à une formation congénitale de sympode ne résoudrait aucun problème, car entre l'apparition d'un bourgeon latéral de façon très anticipée, au sein même du méristème périphérique d'un apex caulinaire et la formation d'un bourgeon latéral moins précoce, puis tardif ou très tardif, par dédifférenciation de territoires de plus en plus adultes, il y a une gradation à nouveau continue. La possibilité de leur attribuer la valeur de bourgeons terminaux devra donc être accordée, ce qui aboutit à des hypothèses pour le moins originales. Pourquoi n'étendrait-on d'ailleurs pas ces notions à la formation des feuilles ?

b4 - On peut enfin trouver des preuves de l'impossibilité pour le bourgeon latéral précoce d'avoir la signification d'un sommet de tronçon sympodial. Nous en avons par exemple observé des cas chez le Cynanchum pycnoneuroides.

Les feuilles végétatives sont ici en disposition verticillée plus ou moins parfaite, au nombre de cinq à six par verticille et ceci aussi bien dans les portions végétatives que dans les portions florifères de la pousse. Au niveau du méristème terminal, à surface aplatie, il existe un territoire sommital assez large et l'anneau actif d'initiation donne naissance à des feuilles dont l'implantation occupe un volume assez modeste par rapport à l'ensemble du méristème périphérique (fig. 36). Le lieu d'origine et le volume d'implantation des inflorescences offrent beaucoup de similitude avec ceux d'une feuille. Par ailleurs cette inflorescence, née en position latérale, a les mêmes caractères fondamentaux d'organisation que ceux d'une inflorescence d'Oxypetalum coeruleum

(voir p. 137) et lui est certainement homologue. Or il n'est pas rare d'observer la naissance simultanée de deux ou trois de ces inflorescences au même niveau verticillaire (fig. 37). Comment dès lors pourrait-on concevoir que la pousse est construite suivant le mode sympodial, avec formation congénitale du sympode ?

Nous avons rencontré dans la famille des Asclépiadacées un assez grand nombre de cas analogues réalisés de façon diverses : l'apparition de deux inflorescences "extra-axillaires" à un même niveau peut ne constituer qu'un accident sur des pousses fertiles présentant par ailleurs un diagramme voisin de celui de l'Oxypetalum coeruleum, ainsi chez des Asclepias curassavica, A. incarnata, Vincetoxicum japonicum (fig. 38) ; chez d'autres espèces c'est une réalisation habituelle, comme chez un Echidnopsis archeri (fig. 39) où le placement des inflorescences le long d'une pousse se fait de façon anarchique.

En définitive, nous sommes amené 1°) à refuser l'interprétation en termes de sympodisation congénitale qui a pu être donnée pour les pousses d'Asclépiadacées construites comme chez l'Oxypetalum coeruleum. Il s'agit en fait d'une ramification latérale, chaque fois qu'il se forme une inflorescence et l'ensemble de la pousse annuelle a valeur d'un monopode, sans aucune restriction. 2°) à refuser toute valeur à la notion générale de formation congénitale d'un sympode, en élargissant les conclusions que nous tirons d'une étude sur les Apocynacées et Asclépiadacées à l'ensemble des cas pour lesquels l'idée a été avancée.

## B - LA DISTINCTION D'UNE LIMITE ENTRE CONSTRUCTIONS SYMPODIALE ET MONOPODIALE ; LES FLUCTUATIONS A L'INTERIEUR DE CHACUN DE CES MODELES

De ce qui précède, il résulte que nous pouvons maintenant établir les limites à l'intérieur desquelles varient les constructions sympodiale et monopodiale.

Dans un système monopodial, les rameaux latéraux apparaissent plus ou moins loin du méristème terminal et, à la limite, au sein même de ce méristème, dans le manchon périphérique initiateur de feuilles (apparition anticipée) ; cette dernière éventualité existe surtout à l'étape inflorescentielle du développement chez de nombreuses plantes. Quant à l'évolution du bourgeon, elle sera elle aussi plus ou moins tardive ou précoce. Mais, dans tous les cas, le méristème terminal conserve sa structure

fonctionnelle caractéristique, continue ou discontinue ; dans cette dernière éventualité, la continuité fonctionnelle pourra être masquée par un déplacement périodique de l'axe de croissance du méristème (tige en ligne brisée), simulant ainsi une construction sympodiale. Le fait est bien connu, chez de nombreux ligneux en particulier, pour un déplacement provoqué par la croissance foliaire ; il serait identique pour la croissance des bourgeons latéraux et pourrait recevoir la dénomination de forme pseudo-sympodiale (fig. 40).

Dans un système sympodial, l'axe usurpateur peut apparaître latéralement par rapport à l'axe porteur et entrer en évolution de façon tardive, même si son apparition a été précoce, ainsi que nous l'avons indiqué précédemment ; il peut aussi naître de façon anticipée, dans le territoire périphérique initiateur des feuilles et entrer en évolution immédiate ; la mise en évidence du phénomène exigera alors une étude ontogénique attentive (Champagnat et Laurent, 1956 ; Wibaut, 1965, pour le cas du Mirabilis jalapa). A la limite, on pourrait concevoir qu'un méristème terminal cesse son activité en tant que tel et qu'il apparaisse dans la zone sommitale des processus de dédifférenciation et de mitoses périclinales créateurs d'un primordium de nouveau bourgeon dont l'axe d'élongation serait confondu avec celui de l'axe précédent ; l'image obtenue rappellerait celle observée par Ballade (1968) sur un sommet de très jeune racine de Nasturtium officinale, mais avec ici une tige prolongeant une autre tige. Ceci existe-t-il dans les conditions naturelles ? Pour nous en tenir aux exemples connus, nous substituerons à cette limite théorique la limite pratique qui est matérialisée par un cas semblable à celui du Mirabilis jalapa (et que nous avons retrouvé chez le Carissa macrocarpa lorsque le méristème terminal évolue en épine ; l'étude précise en sera faite plus loin à propos de la discussion d'un autre problème), mais où l'extrême précocité de création du méristème usurpateur s'accompagnerait d'une courbure autonome du méristème porteur achevant son évolution, ce qui mettrait directement l'élément usurpateur en position de remplacement.

Ajoutons, à titre de remarque, car cela nous engage dans un autre problème étudié plus loin, que les exemples que nous considérons comme des limites pratiques à la sympodisation apparaissent chez des espèces qui ne réalisent qu'incomplètement leur mise à fleur : pour le Carissa macrocarpa, il s'agit de la construction de cymes bipares typiques, mais dont le méristème terminal arrête son fonctionnement avant d'évoluer en fleur ; chez le Mirabilis jalapa, l'inachèvement est le même, mais sur une cyme bipare à branche favorisée ce qui fait que l'usurpation n'est assurée que

par un seul des deux bourgeons anticipés, d'où l'impression du monopode parfait. Cela laisse à penser que c'est sans doute par hasard que l'exemple du Mirabilis jalapa a été étudié de ce point de vue, en ce sens que son étude ontogénique n'a probablement pas été décidée par les auteurs dans le but primitif de déterminer la nature monopodiale ou sympodiale de la portion purement végétative basale de la pousse. Nous pensons donc qu'il existe certainement des cas, également naturels, de mises à fleurs inachevées à partir d'une construction de cyme unipare où le méristème terminal cessant de fonctionner (ne se transformant pas en fleur) est remplacé par le bourgeon axillaire précoce ; c'est là l'exemple le plus proche de notre cas théorique limite, mais l'illusion du monopode y est si parfaite qu'aucun signe extérieur n'engage à une étude ontogénique : c'est sans doute la raison pour laquelle ce modèle nous est encore inconnu.

L'image finale de la construction sympodiale varie suivant l'espèce considérée ; tantôt il y a illusion parfaite d'un axe d'un seul tenant, tantôt il apparaît une ligne brisée ou un système bi-, tri-, n-furqué (fig. 40) ; pour distinguer morphologiquement ces images, on pourrait appliquer aux deux aspects les dénominations d'eusympode et de construction mono-, di-, n-chasiale.

En tout état de cause, il y a sympodisation chaque fois qu'il y a remplacement d'un méristème par un autre, quelle que soit l'origine de l'axe usurpateur et, dans tous les cas, y compris le cas théorique mentionné ci-dessus, le rameau usurpateur a valeur de rameau latéral (la possibilité de l'intervention de la ramification dichotome sera discutée ultérieurement).

Nous établissons donc une distinction réelle entre deux types de structure de pousse chez les Apocynacées-Asclépiadacées, à morphologie finale pouvant être assez semblable. La validité de la distinction repose sur une analyse des faits d'ontogénie. L'idée que ces deux catégories sont nettement distinctes, sans passage de l'une à l'autre (mais l'une pouvant se substituer à l'autre), se trouve corroborée par le fait que les structures inflorescentielles sont différentes lorsqu'elles correspondent à un sommet d'axe principal ou à un rameau latéral, comme nous aurons l'occasion de le constater ensuite.

## C - LA VALEUR COMPAREE DES DIVERSES METHODES D'ETUDE DE LA SYMPODISATION.

### 1 - Morphologie comparée. Elle fournit une base de connaissance et de

référence indispensable, aussi bien entre les divers genres et espèces du groupe de familles étudié qu'entre ce groupe et l'ensemble des Angiospermes. Par exemple, il est certain que la connaissance préalable des caractères morphologiques dans des systèmes sympodiaux unanimement reconnus comme tels ne peut que faciliter l'exploration de cas d'interprétation délicate comme nous en avons rencontré chez Vinca rosea ; de même, il est bien évident que la connaissance des formes pseudosympodiales chez des espèces arborescentes ou herbacées permet d'éviter une mauvaise interprétation, trop hâtive, de formes de pousses en ligne brisée comme on en rencontre chez des Asclepias syriaca ou des Vincetoxicum officinale, dans des sommets de tiges grêles.

Mais utilisée seule, cette méthode est loin d'être suffisante pour l'interprétation de faits qui relèvent de la morphogenèse. C'est ainsi que Bugnon (1955), ayant proposé une interprétation morphologique de la pousse florifère du Gomphocarpus fruticosus, à la suite d'observations morphologiques et ontogéniques, a pensé pouvoir étendre cette interprétation à un certain nombre d'autres espèces, sur des bases d'observations plus strictement morphologiques. Or, il s'est révélé, à la suite de nos propres recherches, que l'image d'une plante à fleurs ou inflorescences latérales, mais non axillaires, pouvait résulter de deux types de construction, monopodial, <sup>et sympodial</sup> alors que Bugnon les assimilait uniquement à un type monopodial.

2 - Diagrammes de ramification. C'est un excellent moyen d'analyse morphologique des structures monopodiales et sympodiales, qui nous a permis par exemple de déceler un caractère habituellement corrélatif des structures monopodiales à inflorescences apparemment non axillaires (voir p. 138). Mais cette méthode est assez souvent limitée, chez les Apocynacées et Asclépiadacées, à cause des deux faits de la phyllotaxie opposée-décussée et de l'absence fréquente d'un niveau préfoliaire morphologiquement distinct. Le cas de la ramification chez le Vinca minor est bien typique à ce sujet et a donné lieu à des interprétations contradictoires : à l'état pleinement développé, chaque fleur, isolée, semble axillaire de l'une des deux feuilles d'une paire, dans un système qui paraît monopodial et à phyllotaxie opposée-décussée. Deux interprétations au moins sont possibles : fleur réellement axillaire, le long d'une tige monopodiale, ou fleur terminale d'un segment de sympode, le bourgeon usurpateur venant se placer dans le prolongement exact du tronçon sous-jacent ; ce tronçon comprend d'abord un hypoprophyll et un couple de feuilles végétatives transverses parfaitement semblables respectivement à un entre-nœud et aux autres feuilles végétatives précédentes et suivantes. Le diagramme réel de ramification ne permet pas de lever le doute.

3 - Distribution spatiale des plages hétérotypiques chez des plantes en chimères. Nous n'avons pas eu l'occasion d'utiliser cette méthode, qui exige le recours à la culture de très nombreux individus de la même espèce pour avoir quelque chance d'obtenir des chimères mériclines dont le secteur hétérotypique serait placé correctement par rapport à la position relative du bourgeon usurpateur et du sommet déjeté latéralement.

4 - Organogenèse externe et ontogenèse. Ce sont évidemment les méthodes les mieux adaptées à l'étude d'une transformation temporelle comme la sympodisation. L'organogenèse, dont Payer et divers auteurs du siècle dernier ont beaucoup utilisé les ressources, présente sur les recherches ontogéniques au moyen de coupes sériées cet avantage très appréciable d'une étude in vivo faite le cas échéant sur un même échantillon passant par les diverses étapes de la formation d'un organe. Nous en donnons un exemple, avec le cas du Vinca rosea (fig. 41), pour lequel la position terminale primitive de la fleur FL1, son inflexion spontanée et l'usurpation par le bourgeon axillaire de F1 sont très apparents, lorsqu'on les étudie de cette façon.

Encore convient-il de prendre soin d'observer les tout premiers stades du développement de l'organe à l'étude, car une observation un peu trop tardive risquerait de faire prendre une position déjà secondaire d'un bourgeon usurpateur pour la position primitive.

Quant à l'ontogenèse, si elle impose l'étude post-mortem du système de pousses, elle apporte des renseignements fondamentaux sur les lieux précis d'initiation appendiculaire ou raméale, avant toute extériorisation des éléments correspondants, ainsi que des précisions sur les transformations cytologiques, celles-là même qui amènent à poser des problèmes physiologiques correctement exprimés. A cet égard, il est important de comparer par exemple le lieu exact de transformation inflorescentielle à partir d'une étape végétative ou déjà engagée dans une phase intermédiaire, chez une espèce comme le Vinca rosea ou l'Hoya bella d'une part, l'Oxypetalum coeruleum ou le Stapelia variegata, d'autre part (fig. 42). Nous y reviendrons dans un instant à propos des problèmes physiologiques de la sympodisation.

Mais l'organogenèse et l'ontogenèse sont-elles à elles seules des méthodes complètes pour la connaissance des processus de sympodisation ? Assurément non, car si elles sont les seules à donner du phénomène une image directe et détaillée, l'expres-

l'association des faits observés ne peut être satisfaisante que si elle s'insère dans un contexte de morphologie générale et comparée. Beaucoup de morphologistes ont volontairement sous-estimé l'importance, pour la morphologie, des données ontogéniques. "L'ontogénie révèle comment naît un organe et non quelle est sa nature", a-t-on souvent écrit (exemple : Schoute, 1937). Inversement, des ontogénistes ont cru pouvoir déduire de leurs observations des faits impliquant une interprétation morphologique, sans recourir à une connaissance morphologique de quelque étendue (exemple : Wibaut, 1965). Ces deux positions sont dangereuses. Pourquoi le morphologiste se priverait-il du seul moyen de constater effectivement le processus de formation d'un sympode, sous prétexte qu'il a la quasi-certitude de l'intervention du phénomène, d'après l'examen d'un diagramme de ramification par exemple ? Amputée de l'appoint indispensable des faits ontogéniques, l'interprétation morphologique risque en outre de n'être intéressante que pour des morphologistes. Pourquoi l'ontogéniste pourrait-il tirer des conclusions d'ordre morphologique ou évolutif alors que les faits acquis par sa propre recherche ne lui en donnent pas facilement le moyen ?

Prenons un exemple, qui montrera l'indispensable association des deux types de connaissance. Chez le Carissa macrocarpa, le système épineux qui provient de la transformation du méristème terminal d'un segment d'axe végétatif (d'où résulte, comme on l'a vu, une structure sympodiale d'ensemble pour la pousse) est lui-même ramifié suivant le mode sympodial (voir p. 16 et fig. 26 à 28). Deux volumineux foyers organogènes naissent au sein du méristème terminal et évolueront en bourgeon ; il ne persiste entre eux qu'une très minime portion de territoire sommital qui n'a d'ailleurs aucune activité propre et disparaît en étant pratiquement incorporé dans la base d'un des deux foyers organogènes. Incontestablement, il s'agit là d'une double ramification latérale, axillaire de deux bractées opposées, intervenant de façon excessivement précoce ; car on pourrait trouver - et c'est là qu'interviennent les données de morphologie comparée - tous les intermédiaires entre de semblables processus de ramification axillaire très anticipée, avec initium très volumineux (Vallisneria spiralis, Hydrocharis morsus-ranae, Bugnon et Joffrin, 1962, 1963), de ramification axillaire précoce avec initium moins volumineux (Digitalis purpurea, Phelouzat, 1970) et des processus habituels de la ramification latérale axillaire. La sympodisation procède donc d'une évolution très anticipée d'un volumineux massif gemmaire latéral et axillaire. Elle prend ici l'aspect d'un dichasium et garderait la même signification si un seul des bourgeons apparaissait et se développait : on aurait alors un monochasium, voire même une structure eusympodiale si le remplacement se faisait dans le prolongement exact du segment porteur. Or c'est

oien à celà qu'aboutit la ramification chez le Mirabilis jalapa ; les figures données par Champagnat et Laurent (1956), par Wibaut (1965) sont très significatives. L'interprétation morphologique proposée par Champagnat et Laurent est conforme aux données de la morphologie et de l'ontogénie comparées. Par contre, Wibaut arrive à une interprétation assez surprenante, en ne prenant appui que sur les faits précis de l'ontogénèse chez le Mirabilis jalapa. Pour cet auteur, le méristème terminal de la jeune tige, après avoir produit un nombre très réduit de couples foliaires, voit se modifier profondément sa structure jusqu'alors typiquement végétative ; on identifie bientôt trois zones, deux latérales, larges, délimitées par des cloisons orientées et une centrale de quelques cellules seulement (fig. 43a). L'une des deux zones latérales prend rapidement des dimensions telles qu'elle absorbe la zone centrale et qu'elle rejette l'autre zone latérale, laquelle prend alors l'aspect d'un bourgeon axillaire (fig. 43b). Le phénomène recommencera ensuite chaque fois qu'il se sera produit une <sup>x</sup>surrection foliaire. Ainsi la transformation observée consisterait en une sorte de partage latéraux n'auraient pas initialement la valeur de bourgeons axillaires ou de bourgeons latéraux dérivés de la condition axillaire. Un tel partage semble bien peu conforme aux données habituelles de la morphologie générale.

#### D - EXPRESSION DES DONNEES MORPHOLOGIQUES DE PROBLEMES DE FONCTIONNEMENT INDIVIDUEL SPECIFIQUE.

Une analyse morphologique comme celle à laquelle nous nous sommes livré n'a de véritable intérêt que si elle permet d'exprimer convenablement les données d'un problème de fonctionnement encore non résolu. A cet égard, il nous semble important, ayant rejeté la solution purement morphologique et spéculative de la formation congénitale d'un sympode, de préciser le problème du fonctionnement différentiel entre une pousse sympodiale à bourgeon usurpateur d'apparition très précoce et une pousse monopodiale à bourgeon axillaire très précoce, évoluant ensuite comme le sommet d'un segment de sympode (fig. 42). Prenons l'exemple du modèle Hoya bella et de celui de l'Oxypetalum coeruleum. Dans le premier cas, la transformation inflorescentielle affecte le sommet d'un tronçon sympodial, sans concerner le bourgeon axillaire anticipé qui se forme à son contact ; dans le second, le méristème terminal caulinaire échappe à la transformation inflorescentielle alors que le bourgeon axillaire anticipé qui se construit dans sa zone périphérique s'engage d'emblée dans la voie inflorescentielle. Il s'agit pratiquement des deux termes d'une alternative topographique dont le déterminisme reste à découvrir.

\* d'un apex indivis en trois territoires néoformés dont les deux...

Le fait étant exprimé de cette façon, on conçoit que le remplacement d'un type fonctionnel par l'autre soit aisé sur le plan évolutif et que cela pourra s'observer chez des espèces appartenant à des genres voisins ou, même, chez deux espèces du même genre. Nous connaissons quelques cas dans cette dernière éventualité : à l'exemple des Theobroma cité par Hallé et Oldeman (1970, p. 146), nous pouvons ajouter ceux des deux Asclépiadacées des genres Ceropegia et Dischidia (voir p. 135). On a alors un matériel de recherches particulièrement favorable à l'étude du problème de la localisation différentielle de la transformation inflorescentielle d'un système méristématique.

### BIBLIOGRAPHIE

- BALLADE (P.), 1968 - Caulogénèse apicale sur les jeunes racines du Cresson (Nasturtium officinale R. BR.). Mém. soc. bot. Fr., 115, 250-258.
- BOKE (N. H.), 1947 - Development of the adult shoot apex and floral initiation in Vinca rosea L. Amer J. Bot., 34, 433-439.
- BONNAND (J.), 1961 - Ontogénie de la cyme unipare scorpioïde du Nicotiana glutinosa L. C.R. Acad. Sc. Paris, 252, 1498-1500.
- BRANDT(M.), 1911 - Untersuchungen über den Sprossaufbau der Vitaceen, mit besonderer Berücksichtigung der afrikanischen Arten. Inaug. Dissert., Berlin.
- BRAVAIS (L. et A.), 1837 - Essai sur la disposition symétrique des inflorescences. Ann. Sc. nat., 2<sup>e</sup> série, 7, 193 et 8, 11.
- BREIDER (H.), 1953 - Entwicklungsgeschichtlich-genetische Studien über somatische Mutationen bei der Rebe. Der Züchter, 23, 208-222.
- BRETON (A.), 1971 - Croissance et développement des corémies du genre Doratomyces CORDA. Mém. Soc. bot. Fr., à l'impression.
- BRUNAUD (A.), 1968a - Démonstration de la nature sympodiale des pousses fertiles chez le Vinca rosea L. C.R. Acad. Sc. Paris, 266, 92-94.
- BRUNAUD (A.), 1968b - Mise en évidence de deux mécanismes différents dans le phénomène d'usurpation, chez les plantes à pousse sympodiale. C.R. Acad. Sc. Paris, 266, 468-470.
- BRUNAUD (A.), 1968c - La pousse fertile de l'Oxypetalum coeruleum DEC. (Asclépiadacée à inflorescences "interpétiolaires"). est construite suivant le type monopodial. C.R. Acad. Sc. Paris, 266, 1116-1119.

- BRUNAUD (A.), 1968d - Sympodisation dans les pousses fertiles et structure de l'inflorescence chez l'*Hoya bella* HOOK. (Asclépiadacée à inflorescences "interpétiolaires"). C.R. Acad. Sc. Paris, 267, 1709-1712.
- BRUNAUD (A.), 1969 - Une pousse ramifiée de constitution exceptionnelle chez les plantes à fleurs : cas de l'*Hoya multiflora* BL. C.R. Acad. Sc. Paris, 268, 1048-1051.
- BUGNON (F.), 1953 - Recherches sur la ramification des Ampélidacées. Presses Universitaires de France, Paris.
- BUGNON (F.), 1955 - Recherches sur la ramification chez les Asclépiadacées. I - Bull. Soc. bot. Fr., 102, 105-114. II - Ibid., 311-317.
- BUGNON (F.) et BESSIS (R.), 1968 - Biologie de la Vigne. Acquisitions récentes et problèmes actuels. Coll. de Monographies de Botanique et de Biologie végétale, Masson et Cie, Paris.
- BUGNON (F.) et CARLE (M.), 1966 - Ontogénie des pousses extra-axillaires chez les *Carex alba* SCOP. et *arenaria* L. C.R. Acad. Sc. Paris, 263, 351-353.
- BUGNON (F.), DESCHATRES (R.) et LOISEAU (J.E.), 1954 - Recherches sur le fonctionnement dysharmonique des centres générateurs des feuilles, dans la pousse de quelques Spermaphytes. Bull. Soc. Fr., 101, 403-412.
- BUGNON (F.) et JOFFRIN (G.), 1962 - Recherches sur la ramification de la pousse chez le *Vallisneria spiralis* L. Mém. Soc. bot. Fr., 61-72.
- BUGNON (F.) et JOFFRIN (G.), 1963 - Ramification de la pousse chez l'*Hydrocharis morsus-ranae* L. ; comparaison avec le cas du *Vallisneria spiralis* L. Bull. Soc. bot. Fr., 110, 34-42.
- CHAMPAGNAT (M.) et LAURENT (E.), 1956 - Recherches morphologiques sur la ramification de *Mirabilis jalapa* L. Rev. gén. Bot., 63, 181-192.
- CHAMPAGNAT (P.), 1949 - Ramifications à régime rythmique et anisophyllie chez les végétaux supérieurs. Lilloa, 16, 161.
- CLOS (D.), 1861 - Nouvel aperçu sur la théorie de l'inflorescence. Bull. Soc. bot. Fr., 8, 11.
- DEMETER (K.), 1922 - Vergleichende Asclepiadeenstudien. Flora, 115, 130-176.
- EICHLER (A.W.), 1875 - Blüthendiagramme, 1, Leipzig.
- FAVARD (A.), 1960a - Ontogénèse de l'inflorescence du *Myosotis alpestris*. Ontogénèse des inflorescences partielles de second ordre. C.R. Acad. Sc. Paris, 250, 1534-1536.
- FAVARD (A.), 1960b - Ontogénèse de l'inflorescence de *Myosotis alpestris*. Ontogénèse des inflorescences partielles de second ordre. C.R. Acad. Sc. Paris, 250, 1534-1536.
- GINSBURG-ARDRE, 1966 - La tagmatisation, la pseudo-dichotomie, la structure pseudo-sympodiale et les brachyblastes chez les *Ceramium*. C.R. Acad. Sc. Paris, 262, 1216-1219.
- GOEBEL (K.), 1931 - Blütenbildung und Sprossgestaltung. 2° complément à Organo-

-graphie der Pflanzen, Jena.

GUIGNARD (J.L.) et MESTRE (J.C.), 1969 - L'origine du cotylédon et du cône végétatif de la tige chez les Monocotylédones, Bull. Soc. bot. Fr., 116, 207-214.

HALLÉ (F.) et OLDEMAN (R.A.A.), 1970 - Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Coll. de Monographies de Botanique et de Biologie végétale, Masson et Cie, Paris.

HOCHSTETTER (C.F.), 1850 - Ueber Anwachsung der Blattstiele oder Blattscheiden, Aeste und Blütenstiele verschiedener Pflanzen, mit eingestreuten Bemerkungen über Blattstellung. Flora, 33, 177.

LOISEAU (J.E.), 1969 - La phyllotaxie. Coll. de Monographies de Botanique et de Biologie végétale, Masson et Cie, Paris.

NOLAN (J.R.), 1969 - Bifurcation of the stem apex in Asclepias syriaca. Amer. J. Bot., 56, 603-609.

NOUGAREDE (A.), 1965 - Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. Trav. dédiés à L. PLANTEFOL, 171-340. Masson et Cie, Paris.

NOUGAREDE (A.) et RONDET (P.), 1969 - Comportement de l'apex et modalités de croissance des rameaux du Phytolacca decandra L. (Phytolaccacées). C.R. Acad. Sc. Paris, 268, 922-925.

PAYER (J.), 1842 - Etudes morphologiques sur les inflorescences dites anormales. C.R. Acad. Sc. Paris, 15, 147.

PAYER (J.), 1857 - Organogénie comparée de la fleur. Paris.

PHELOUZAT (R.), 1970 - La phase inflorescentielle de la Digitale pourpre: Digitalis purpurea L. C.R. Acad. Sc. Paris, 270, 2925-2928.

REICHARDT (A.), 1955 - Experimentelle Untersuchungen über den Effekt von Röntgenstrahlen in der vegetativen Vermehrung einer alten Rebensorte. Die Gartenbauwiss., 2, 355-413.

ROYER (C.), 1881-1883 - Flore de la Côte d'Or. Paris.

SCHOUTE (J.C.), 1937 - The interpetiolar inflorescence of Vincetoxicum and Asclepias. Rec. Trav. Bot. Néerl., 34, 182-204.

SCHOUTE (J.C.), 1938 - On whorled phyllotaxis. IV - Early binding whorls. Rec. Trav. Bot. Néerl., 35, 415-558.

SCHUMANN (K.), 1895 - Apocynaceae. In engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, IV-2 - Asclepiadaceae. Ibid.

TROLL (W.), 1937 - Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, I-1, Berlin.

TROLL (W.), 1959 - Neue Beiträge zur Kenntnis der Blütenstände und Blüten von Ceropegia-Arten. Abh. Akad. Wiss. u. Liter., 5, 227-263.

- TROLL (W.), 1969 - Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers, II-1. G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- WARMING (E.), 1872 - Forgretningsforhold hos Fanerogamerne. Copenhagen.
- WIBAUT (C.), 1965 - Ontogenèse des organes végétatifs et reproducteurs du Mirabilis jalapa L. (Nyctaginacées). Rev. Cytol. et Biol. végét., 28, 43-132.
- WOODSON (R.E.), 1935 - Observations on the inflorescence of Apocynaceae (with special reference to the American genera of Echitoideae). Ann. Miss. Bot. Gard., 22, 1-42.
- WOODSON (R.E.), 1954 - The north American species of Asclepias L. Ann. Miss. Bot. Gard., 41, 1-211.
- WYDLER (H.), 1860 - Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse. Flora, 43, 17.
- ZIMMERMANN (W.), 1930 - Die Phylogenie der Pflanzen : ein Ueberblick über Tatsachen und Probleme. Jena.

XXXXX

## PLANCHE I

---

Fig. 1 - Cynocrambe prostrata. Coupe dans le bourgeon terminal d'une tige âgée : les feuilles (en pointillé) se succèdent le long d'une hélice dextre ; à chaque niveau foliaire correspond un glomérule de fleurs mâles (hachurées) subopposé à une feuille ; les glomérules mâles se placent le long d'une deuxième hélice dextre (d'après Loiseau, 1969).

Fig. 2, 3 - Diagrammes d'une grappe feuillée (2) et d'une cyme du type unipare hélicoïde (3) : l'aspect final est le même bien que dans le premier cas, la construction soit monopodiale avec un certain nombre de paires foliaires 1, 2, 3, etc. et fleurs axillaires (en pointillé) et que dans l'autre cas, chaque fleur termine un tronçon de sympode ne comportant qu'une paire de feuilles, les préfeuilles a' et b.

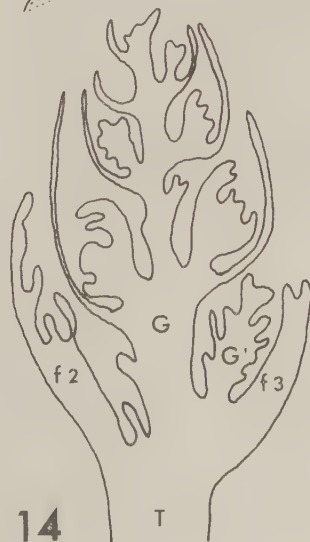
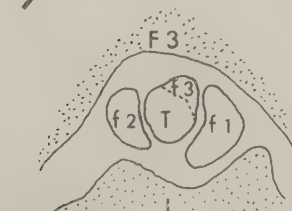
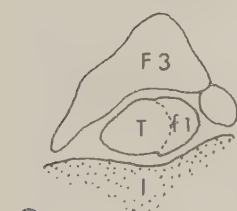
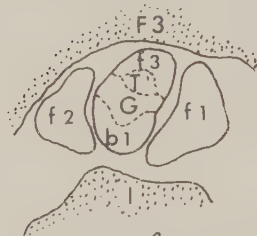
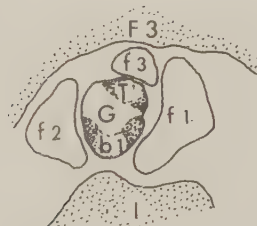
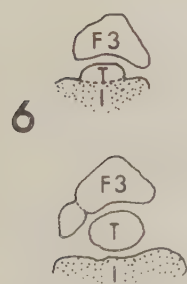
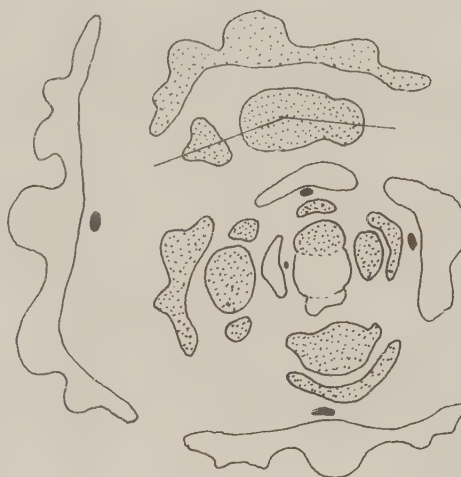
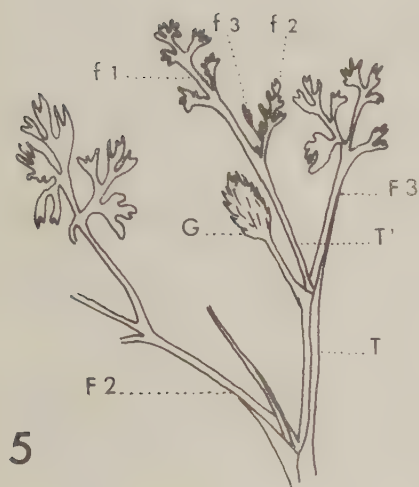
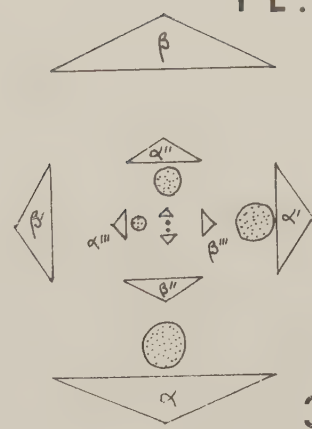
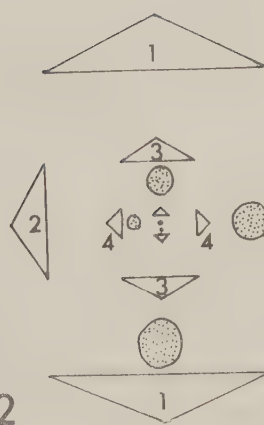
Fig. 4 - Blumenbachia hieronymi. Coupe dans le bourgeon terminal de la pousse fertile : chaque pédoncule floral est axillaire d'une feuille et présente deux préfeuilles à convergence axoscope ; les feuilles axillantes (en pointillé, de même que leur produit axillaire fertile) se succèdent le long d'une hélice dextre.

Fig. 5 à 15 - Fumaria capreolata.

Fig. 5 - Extrémité de pousse fertile : le tronçon T a formé trois feuilles dont deux sont représentées, F2 et F3, et se termine par la grappe G, rejetée latéralement. Le tronçon T', constitué également de trois feuilles f1, f2, f3, avant l'inflorescence, s'est pratiquement placé dans le prolongement de la base végétative de T.

Fig. 6 à 13 - Coupes transversales dans un certain nombre de bourgeons fertiles, montrant l'évolution du bourgeon axillaire de F3 qui fournira le tronçon T après formation par le tronçon précédent de l'inflorescence I : après une phase de croissance (6 et 7), la masse axillaire, T, se présente comme un dôme indivis de 60  $\mu$  de hauteur ; l'apex forme trois feuilles alternes f1, f2, f3 (8, 9 et 10) puis, très allongé au-dessus des f3, il devient inflorescentiel ; l'apparition de la première bractée, b1, de la grappe G (11 et 12 = deux niveaux d'un même bourgeon séparés par un intervalle de 20  $\mu$ ), coïncide avec l'individualisation de l'aire axillaire de f3, à l'origine du tronçon suivant, T'. Au stade de la figure 13, le sommet de T, dont l'élongation est toujours verticale, poursuit son évolution inflorescentielle avec bractées b1, b2, b3 et ébauches florales f1 alors qu'à l'aisselle de f3, T' a déjà formé une première feuille, f'1.

Fig. 14, 15 - Une même coupe longitudinale à deux grossissements différents : la grappe G n'est plus placée dans le prolongement de la base végétative de T, mais T' n'a pas encore usurpé cette position malgré son stade d'évolution, la grappe G' étant constituée.



## PLANCHE II

### Fig. 16 à 21 - *Vinca rosea*.

Fig. 16 - Extrémité de pousse fertile : succession de nœuds à deux feuilles, F1 et F2, et deux fleurs latérales, FL1 et FL2.

Fig. 17 - Diagramme correspondant à trois nœuds consécutifs de cette pousse : à l'une des feuilles F2 de chaque couple sont associées deux fleurs, l'une axillaire, FL2, plus tardive que l'autre, FL1, placée en position extra-axillaire.

Fig. 18 - Coupe dans un jeune tronçon, T, encore indivis ; sa hauteur est d'environ 90  $\mu$ . Parmi les autres éléments de la coupe, il n'est représenté qu'une partie (en pointillé) de la portion terminale du tronçon précédent.

Fig. 19 - Deux niveaux d'un même apex un peu plus évolué (19b se situe à 40  $\mu$  sous le sommet du tronçon représenté en 19a) : il apparaît deux primordiums foliaires, F1 et F2, à légère convergence axo-scopé.

Fig. 20 - Trois niveaux d'un autre bourgeon avec intervalles de 30  $\mu$  : inégalité dans l'évolution de F1 et F2 ; inflexion du sommet de T qui évolue en fleur, FL1, avec élaboration du premier sépale, S ; apparition à l'aisselle de F1, du bourgeon T' qui fournira le tronçon suivant.

Fig. 21 - Trois niveaux d'un bourgeon à un stade d'évolution encore plus avancé, séparés par des intervalles de 30  $\mu$  entre 21a et 21b et de 40  $\mu$  entre 21b et 21c : la deuxième fleur, FL2, est formée à l'aisselle de F2 ; la croissance verticale du nouveau tronçon T' achève le déplacement de FL1.

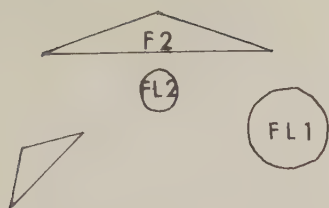
### Fig. 22 à 25 - *Hoya bella*.

Fig. 22 - Deux coupes dans un bourgeon végétatif séparées par un intervalle de 10  $\mu$  : l'apex, A, est encore en période d'aire minimale, mais les deux primordiums, P et P', présentent un volume relativement important ; au-dessous de la calotte apicale, le territoire nodal s'élargit très vite au niveau des primordiums et au niveau de chaque espace interprimordial qui devient un rebord horizontal (hachures).

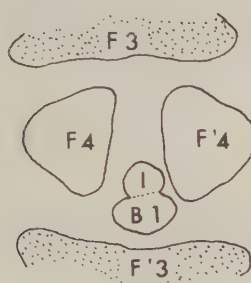
Fig. 23 - Coupes dans un bourgeon avec inflorescence séparées par intervalles respectifs de 30  $\mu$ , 70  $\mu$ , 10  $\mu$ , 10  $\mu$  : l'apex, devenu inflorescentiel, I, après formation de quatre paires foliaires, a déjà élaboré deux bractées nettement asynchrones, B1 et B'1 ; il s'est infléchi vers le grand espace interpétiole et au voisinage de F'4 ; cette inflexion libère du côté opposé à l'inflorescence une aire horizontale importante et asymétrique (pointillés) ; deux méristèmes gemmaires, MG et mg, s'individualisent sur cette aire.

Fig. 24 - Coupes dans un bourgeon avec inflorescence à un stade encore plus avancé (intervalles respectifs de 10  $\mu$  et 90  $\mu$ ) : alors que le méristème gemmaire, mg, correspondant à F'4, est encore indivis, celui axillaire de F4 évolue en bourgeon usurpateur, BG.

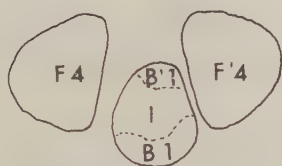
Fig. 25 - Ce stade encore plus avancé montre comment le développement du bourgeon usurpateur achève le rejet latéral de l'inflorescence.



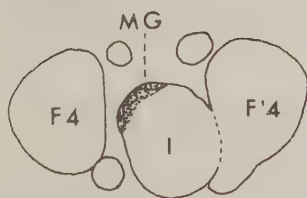
17



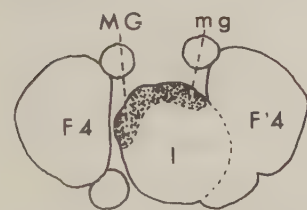
23a



23b



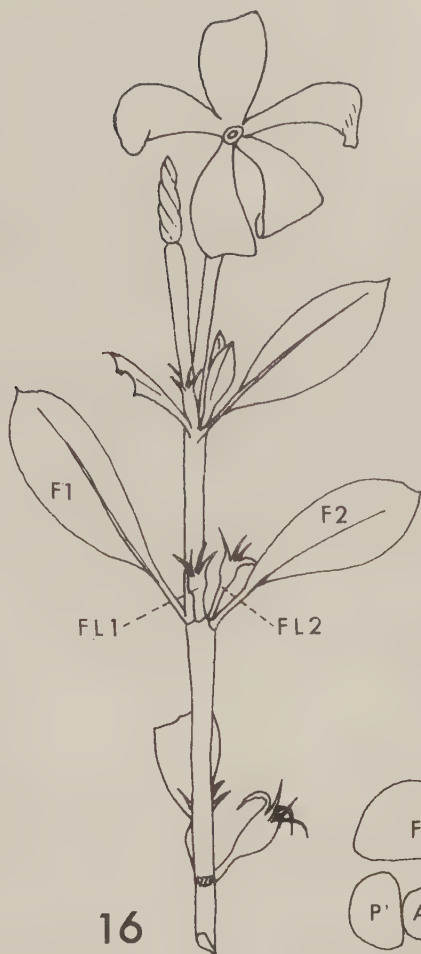
23c



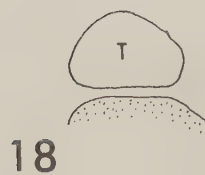
23d



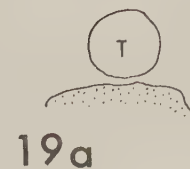
23e



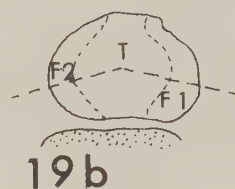
16



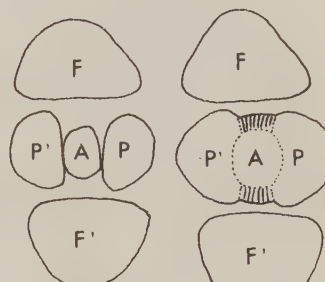
18



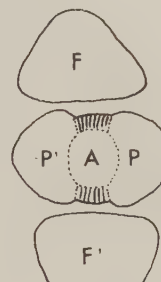
19a



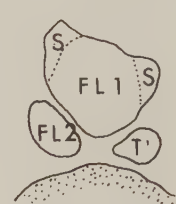
19b



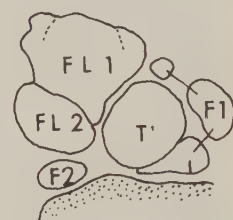
22a



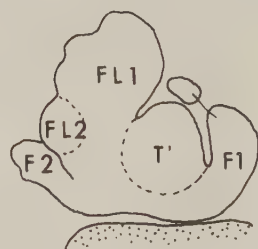
22b



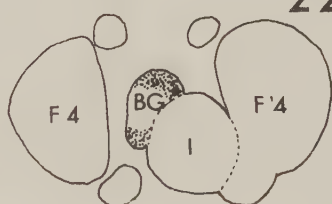
21a



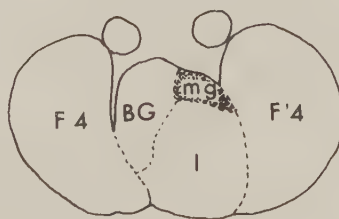
21b



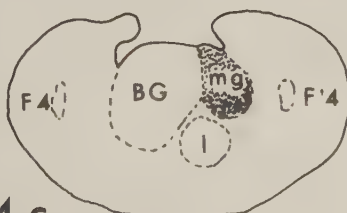
21c



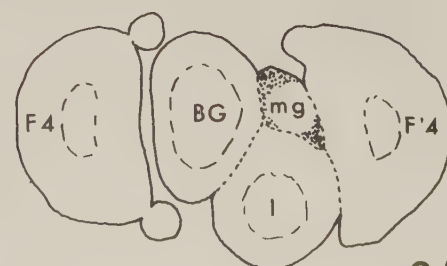
24a



24b



24c



25

### PLANCHE III

Fig. 26 à 28 - *Carissa macrocarpa*. Après avoir formé deux paires de feuilles, le méristème terminal d'un segment élabore un système épineux : ce méristème d'épine, E, commence à initier le premier couple de bractées asynchrones dont l'une, B1, est visible sur la figure 26a ; dans le même temps sa base individualise deux bourgeons axillaires inégaux, BG et bg (26b = coupe située à 60  $\mu$  de celle de la figure 26a) ; une coupe longitudinale (27) dans le plan indiqué A sur la figure 26b montre le contact entre le méristème terminal E et ces bourgeons axillaires dont le plus développé, BG, fournira le segment suivant. Deux coupes longitudinales (28) pour un bourgeon à un stade plus avancé dans les plans indiqués sur la figure 26a (plan B pour 28 b et plan B' pour 28a) indiquent que le système épineux est presque entièrement construit, avec une première bifurcation dans le plan de la coupe à l'origine des deux branches E' et une deuxième bifurcation pour chacune des E' dans les plans perpendiculaires ; le bourgeon usurpateur qui vient seulement d'initier ses préfeuilles, pf, n'a pas encore déplacé le système épineux de sa position terminale.

Fig. 29 à 35 - *Oxypetalum coeruleum*.

Fig. 29 - Trois niveaux de la pousse fertile avec chacun deux feuilles, F, et une inflorescence, I ; des bractées d'une inflorescence, seule la plus développée, B, a été figurée.

Fig. 30 - Diagramme d'une telle pousse fertile précisant le placement des feuilles sur quatre orthostiques, F, opposées deux à deux et des inflorescences sur deux orthostiques, I, opposées.

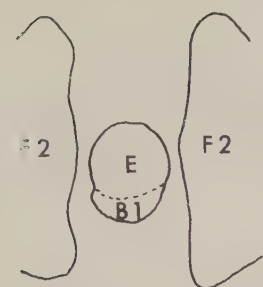
Fig. 31 - Coupe dans un bourgeon où l'apex, végétatif, est en fin de plastochrone : l'initiation des deux feuilles opposées, 9, est synchrone ; cette zone d'initiation se situe à 10  $\mu$  du sommet de l'apex dont la hauteur est alors de 30  $\mu$ .

Fig. 32 - Coupes dans un bourgeon végétatif, séparées par des intervalles de 10  $\mu$  : jusqu'au niveau 8, les feuilles sont opposées-décussées, puis elles se placent en phyllotaxie bijuguée (32a, à un faible grossissement) ; l'étude de l'initiation foliaire (32b à 32d) indique un asynchronisme dans cette initiation, accompagné d'une légère anisophyllie.

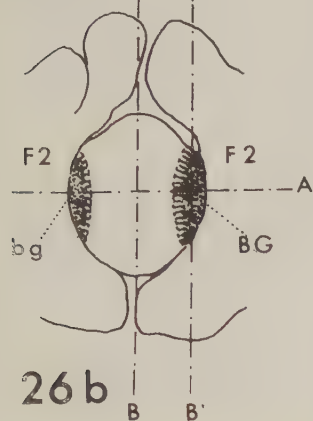
Fig. 33 - Coupes dans un bourgeon avec le premier niveau à inflorescence, séparées par des intervalles de 10  $\mu$  : au-dessus d'une portion d'axe à feuilles en disposition bijuguée (les lignes discontinues indiquent les parastiques) apparaissent trois éléments d'un niveau mixte, deux feuilles, F17 et F'17, et une inflorescence, I17, apparue au contact de F17 ; l'ensemble des trois coupes montre la persistance du méristème terminal avec axe de croissance vertical.

Fig. 34 - Coupe dans le bourgeon terminal d'une pousse fertile : les trois éléments du niveau 14 ne sont encore que des primordiums et l'une des feuilles du niveau suivant, F15, est déjà initiée ; la première bractée, B, de l'inflorescence I13 est formée.

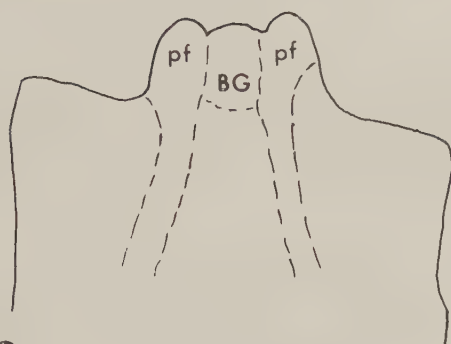
Fig. 35 - Coupe dans un bourgeon terminal de pousse fertile à un stade plus avancé : le niveau 18, par exemple, montre la différence entre les deux feuilles avec, pour F18, une base d'insertion plus large et plus haute ; ce type d'insertion est aussi celui des inflorescences.



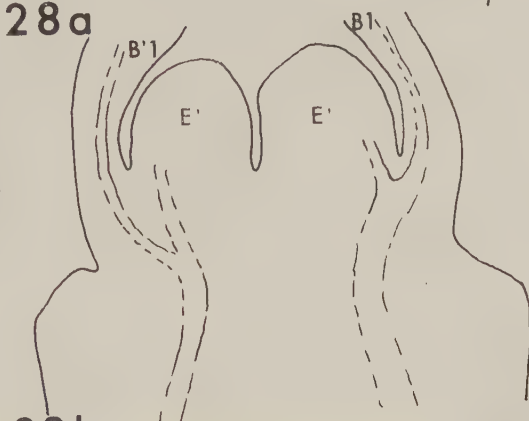
26a



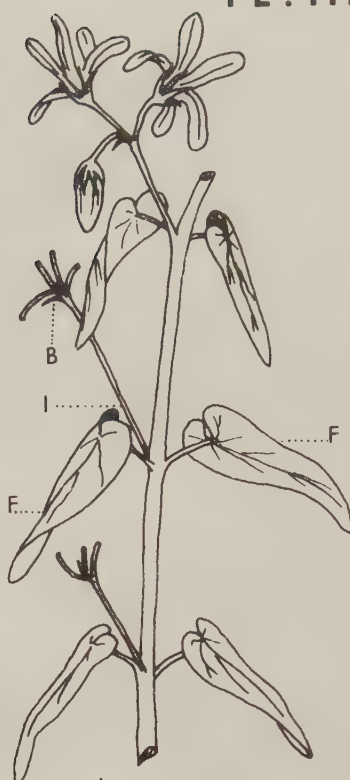
26b



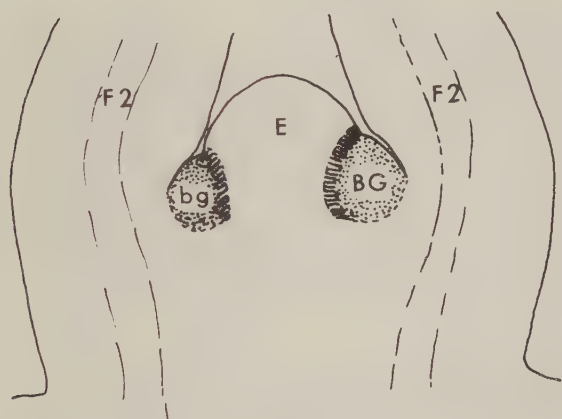
28a



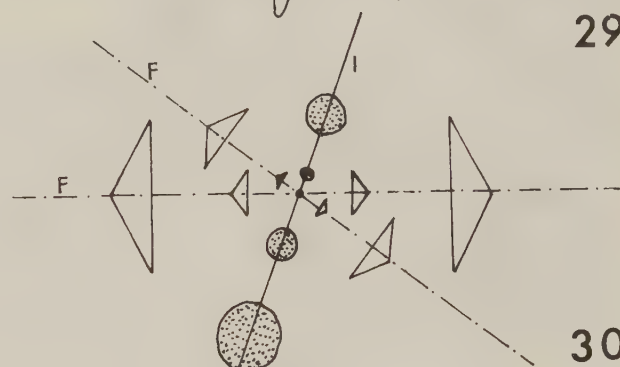
28b



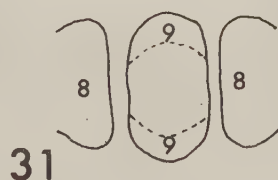
29



27



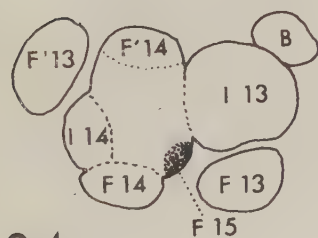
30



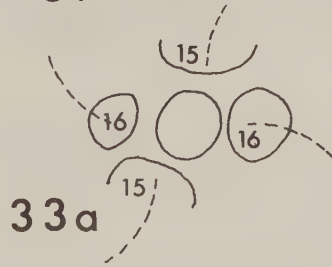
31



32a



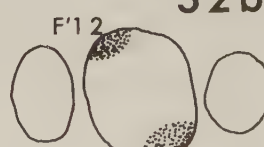
34



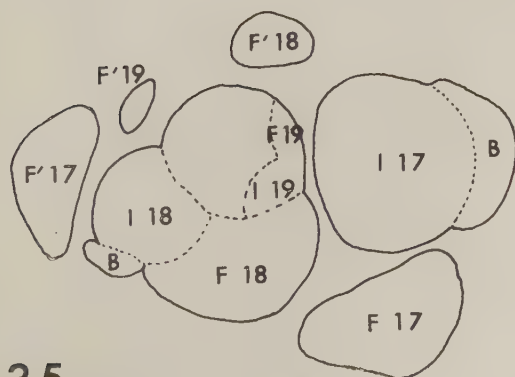
33a



32b



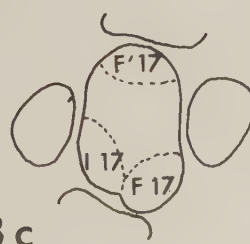
32c



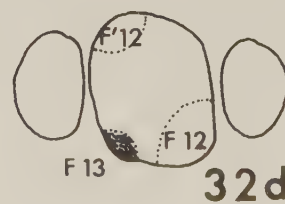
35



33b



33c



32d

Fig. 36, 37 - Cynanchum pycnoneuroides En phase végétative (36), le méristème étale des feuilles en disposition verticillée au nombre ici de cinq par verticille. La figure 37 montre, après quelques niveaux foliaires, un niveau mixte comprenant trois feuilles, F, et deux inflorescences, I.

Fig. 38 - Diagramme de la base d'une pousse fertile du Vincetoxicum japonicum : alors que dans la partie supérieure chaque niveau est constitué de deux feuilles et une inflorescence "extra-axillaire", avec placement des feuilles sur quatre orthostiques, F, et des inflorescences sur deux orthostiques, I, le premier niveau fertile montre deux inflorescences "extra-axillaires" placées au voisinage et de part et d'autre de l'une des deux feuilles.

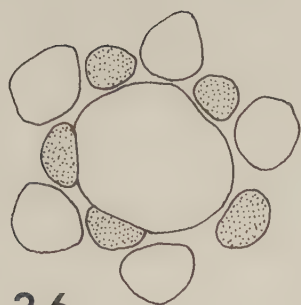
Fig. 39 - Coupe dans un bourgeon fertile de l'Echidnopsis archeri : les niveaux purement végétatifs comportent des verticilles de cinq feuilles ; deux niveaux dans la coupe sont constitués de cinq feuilles (en pointillé) et deux inflorescences (en hachures).

Fig. 40 - Différents types d'images finales pour une construction monopodiale (M), eumonopodiale (1) ou pseudosympodiale (2) et pour une construction sympodiale (S), eusympodiale (1) ou "chasiale" (2 et 3).

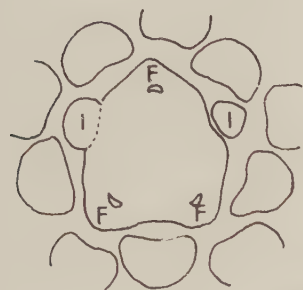
Fig. 41 - Organogenèse dans le pousse fertile du Vinca rosea : à la suite de la transformation florale du méristème terminal (en hachures) d'un tronçon de sympode (41a), le bourgeon axillaire de l'une des feuilles, F1, de ce tronçon fournira le tronçon suivant, T ; après formation des deux préfeuilles, légèrement asynchrones, f1 et f2 (41b), le méristème T devient floral et subit une inflexion spontanée (41c) ; alors que ce méristème infléchi construit les premiers sépales, S, de la fleur FL1, une aire gemmaire s'individualise à l'aisselle de chacune des deux préfeuilles (41d) ; le bourgeon axillaire de f2, à évolution plus rapide, forme une fleur FL2, alors que celui axillaire de f1 fournira le tronçon suivant, T' (41e).

Fig. 42 - Les deux termes d'une alternative topographique : la transformation inflorescentielle (hachures) affecte le méristème terminal, M, chez l'Hoya bella, sans que le bourgeon axillaire anticipé, N+1, soit concerné ; à l'inverse, chez l'Oxypetalum coeruleum, le méristème terminal échappe à la transformation inflorescentielle qui touche le bourgeon axillaire anticipé né dans ce méristème.

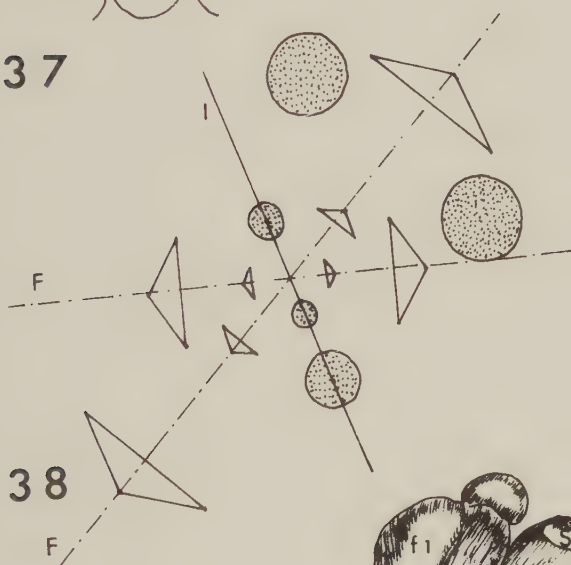
Fig. 43 - Transformation du méristème terminal du Mirabilis jalapa après qu'il ait formé deux paires de feuilles (d'après Wibaut, 1965) : alors que les dernières feuilles formées sont au stade de primordiums, P2 et P'2 (43a), une structuration nouvelle du méristème amène à l'individualisation de trois zones, deux "zones latérales", z1, et une "zone centrale", zc, limitées par des cloisonnements profonds du corpus, cc ; la figure 43b montre le devenir de ces diverses zones apicales : l'une des zones latérales évolue en "apex de remplacement", Apr, bordé du côté axial par une shell-zone, sz ; l'autre zone latérale, moins développée, zlmd, perd de son activité mitotique.



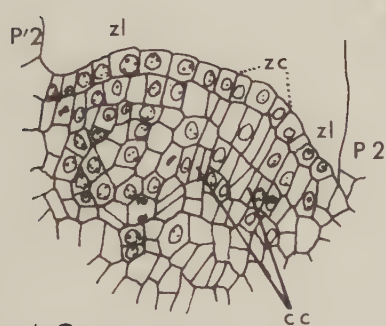
36



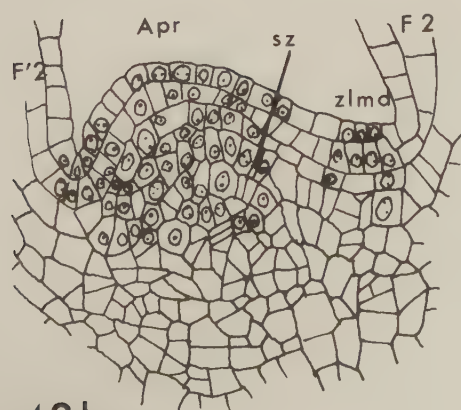
37



38



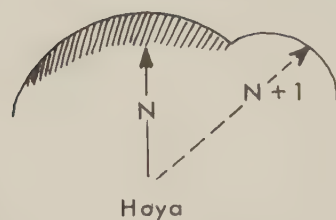
43a



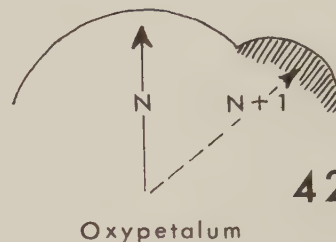
43b



39



Hoya

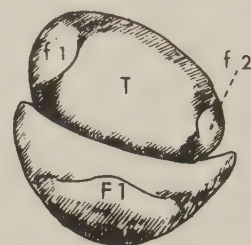


Oxypetalum

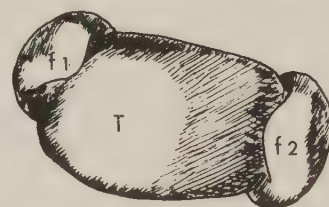
42



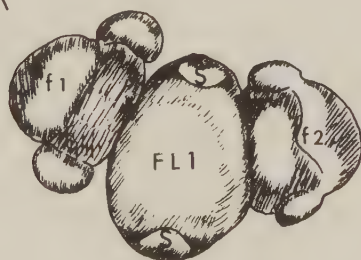
41a



41b



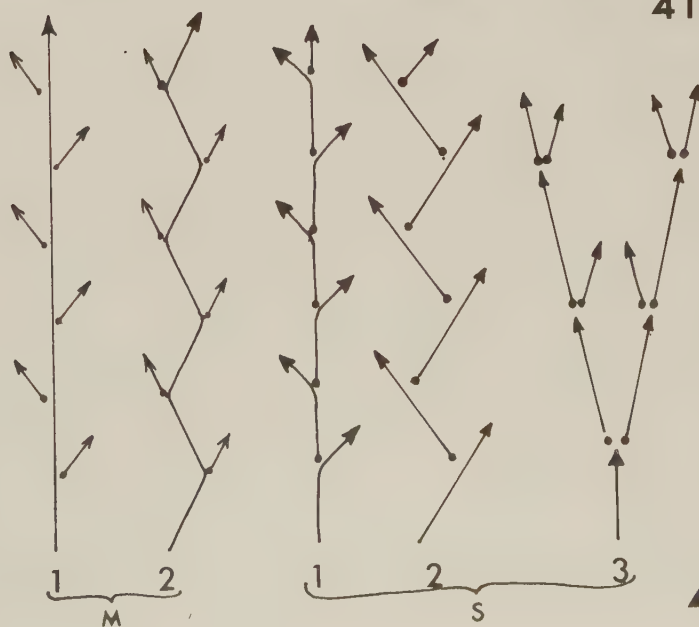
41c



41d



41e



40

## CHAPITRE II

### LA NOTION DE RAMIFICATION DICHOTOME

#### CHEZ

#### LES ANGIOSPERMES

Les types fondamentaux de ramification reconnus habituellement correspondent aux deux alternatives suivantes : 1°) La création de nouveaux éléments homéoty-piques (c'est-à-dire de même nature morphologique que l'élément porteur) s'effectue suivant le mode normal ou le mode adventif. 2°) Dans le cadre d'un mode de création normal, le type de ramification est latéral ou terminal dichotome ; dans le mode adventif, le type de ramification est exclusivement de type latéral.

Ces distinctions semblent très claires, notamment si l'on choisit comme matériel d'observation les Algues, chez lesquelles d'ailleurs on cite depuis très longtemps des exemples démonstratifs : les grands traités de Botanique du XIXème siècle se sont appuyés sur des cas suggestifs comme ceux de l'Halopteris filicina ou de l'Halopteris scoparia, du Dictyota dichotoma ou du Dictyopteris membranacea, pour présenter l'opposition entre ramifications latérale et terminale. Il paraît même superflu de rappeler ce qui établit la distinction essentielle entre les deux formes : ramification latérale lorsqu'elle naît à une distance suffisante du point végétatif terminal de l'axe porteur pour ne pas en altérer la permanence fonctionnelle, ramification dichotome quand ce point végétatif terminal participe directement à la construction de nouveaux éléments, dans lesquels il passe entièrement.

Dans ce qui suit, nous rappellerons d'abord l'importance théorique qui est volontiers attribuée au phénomène de la dichotomie chez les Angiospermes et leurs ancêtres vasculaires, l'application récente qui en a été faite au cas des Asclépiadacées, les difficultés considérables rencontrées par les auteurs pour arriver à une compréhension satisfaisante de la notion de dichotomie, les tentatives actuelles d'analyse de ce phénomène ; puis, sur la base de nos propres observations chez des Asclépiadacées et Apocynacées, nous discuterons de l'application qui a été faite de la dichotomie à des exemples pris dans ces familles, ce qui nous permettra d'apporter un point de vue personnel dans le débat.

## I. DONNEES BIBLIOGRAPHIQUES

### A - IMPORTANCE THEORIQUE ACCORDEE A LA NOTION DE DICHOTOMIE.

1. En ce qui concerne les lignées de plantes vasculaires anciennes qui ont précédé la création des Angiospermes, la dichotomie est considérée comme une image excessivement répandue, ainsi, dans les divers groupes de Psilophytes, Lépidophytes et Ptérophytes. Beaucoup y voient même la forme primitive de la ramification chez les plantes vasculaires, dont dériverait la ramification latérale : rappelons le schéma classique de la théorie du télome (Zimmermann, 1930) si souvent repris par l'auteur lui-même dans des travaux ultérieurs et adopté par beaucoup d'auteurs contemporains : Lam (1952, p.C58) fait intervenir, parmi le petit nombre de processus fondamentaux dont s'est servi l'évolution, le "dépassement par lequel la dichotomie isotomique se convertit en une ramification sympodiale et finalement monopodiale" ; Emberger (1960, pp. 71-72) pense toutefois que les deux modes, dichotome et latéral, de ramification ont pu coexister dès l'origine des plantes vasculaires, l'évolution de l'une en l'autre étant déjà effectuée plus tôt, chez les Algues.

L'idée de la primauté originelle de la dichotomie, est cependant critiquée par Chadeaud (1952, p.C86, intervention après l'exposé de Lam) en même temps qu'il attire l'attention sur la confusion possible avec des pseudo-dichotomies ; il est suivi en cela par Martens (1952, p.C87, intervention après l'exposé de Lam) qui considère la dichotomie comme le résultat de phénomènes cellulaires plus complexes que dans le cas de la ramification latérale. De même, Greguss (1961, 1968) critique cet aspect de la théorie du télome qui consiste à supposer l'exclusivité de la dichotomie comme ramification originelle chez les plantes vasculaires ; la ramification dichotome se place sur une ligne évolutive commencée, pour la flore terrestre, chez les Psilophytes et persistant dans les Ptéridophytes, les Ptéridospermes, les Gymnospermes, les Chlamydospermes et les Monocotylédones ; la ramification latérale, aussi ancienne, se place sur une ligne évolutive parallèle et indépendante aboutissant, elle, aux Dicotylédones. Mais tous ces auteurs admettent la fréquence de la ramification terminale dans les formes anciennes ou actuelles des divers groupes de Trachéophytes, qu'elle ait ou qu'elle n'ait pas joué un rôle évolutif majeur.

2. L'opinion est toute différente en ce qui concerne la ramification des

Angiospermes actuelles. La ramification terminale y est fort peu répandue et les exemples cités ne sont pas interprétés de la même façon suivant les cas.

2a - Les exemples habituellement cités. Goebel (1928, p. 107) admet comme résultant d'une dichotomie, d'ailleurs modifiée par sympodisation congénitale, des cymes boragolides, les axes porteurs de vrilles chez les Ampélidacées, les feuilles bifurquées de certains Drosera et de certaines Utriculariacées, les cotylédons profondément bifides de Kigelia africana, les racines coralloïdes à mycorrhizes, du type Alnus, celles de certaines Orchidées. Par contre, il refuse l'assimilation des stipes ramifiés du Palmier Hyphaene thebaica (Schoute, 1909) à des images de dichotomie véritable.

Troll (1937) admet que la ramification terminale est possible chez deux Palmiers, l'Hyphaena thebaica et le Chamaedorea martiana (Velenovsky, 1913) et chez des Nymphaeacées (Glück, 1924), spécialement le Nuphar luteum ; mais Troll considère que ce dernier cas est douteux. Emberger (1960, p. 71) cite à nouveau comme exemple les deux espèces de Palmiers, ainsi que le cas des plantules de l'Amaryllidacée Alstroemeria brasiliensis. Enfin il existerait quelques cas de nervation appendiculaire dichotome : pour des cotylédons (P. Bugnon, 1922), pour les feuilles de certaines Ranales (Foster, 1966).

La plupart de ces auteurs reconnaissent donc l'existence de quelques cas de ramification dichotome chez les Angiospermes, mais pour les tiges, les exemples cités appartiennent essentiellement aux Monocotylédones. Greguss (1968) va même plus loin quand il considère que la dichotomie a atteint son plus haut degré chez les Monocotylédones alors que, pour les Dicotylédones, c'est la ramification latérale ; l'auteur présente en effet la ramification dichotome comme un modèle commun chez de nombreuses Monocotylédones arborescentes : Hyphaene thebaica, Yucca arborescens, Dracaena draco, Pandanus tectorius, Microdracoides squamosus.

On verra plus loin que Nolan a récemment décrit un nouvel exemple de dichotomie chez les Dicotylédones.

A l'opposé de cette façon de voir, d'autres auteurs ont admis que la dichotomie était fort répandue chez les Angiospermes actuelles. Il en a été ainsi de Clos (1855), qui, reprenant l'idée de partition utilisée et définie déjà entre autres par Saint-Hilaire (1841), l'étend à de nombreux cas et d'abord à la grappe des Crucifères : "Si

je me fais une juste idée du phénomène de partition chez les Crucifères, voici en quoi il consiste. L'axe primaire se divise en deux parties : l'une des branches de la bifurcation reste moins forte et se termine par une fleur ; c'est le pédicelle le plus inférieur de la grappe aphyllé ; l'autre se divise à son tour d'après le même mode, et ainsi successivement d'où résultent autant de partitions qu'il y a de fleurs ou de pédicelles à la grappe" (p. 500). Quand le pédoncule est axillaire, il ne s'agit pas alors d'une partition. Puis Clos étend cette conception à d'autres inflorescences (Spiraea pl., Heliotropium pl., Saxifraga pl., des Solanacées, Sambucus nigra)), ainsi qu'à toutes sortes d'autres organes : tiges des Dracaena, diverses racines, pétales de Caryophyllacées, étamines de Carpinus, etc. Ainsi le phénomène de partition est-il élevé ici au rang de phénomène général chez les Angiospermes actuelles. Royer (1881-1883) a adopté une position identique pour beaucoup d'organes végétaux.

Mais ce second point de vue n'a pas prévalu et le phénomène de partage apical est donc le plus souvent considéré comme exceptionnel chez les espèces vivantes de Phanérogames.

2b - Un nouvel exemple chez les Angiospermes ? Le cas d'Asclépiadacées du modèle de l'Asclepias syriaca (Nolan, 1969). Chez l'Asclepias syriaca, c'est au moment où le méristème terminal de la pousse fertile construit une inflorescence qu'il y aurait dichotomie ; avant cette phase, le point végétatif a une structure classique avec tunica bisériée et corpus, avec méristème périphérique très actif et engendrant des feuilles suivant un modèle approximativement opposé-décussé. Au moment du partage apical (fig. 44, 45), il apparaît des cloisonnements anticlines sur une certaine hauteur de la zone la plus axiale ; l'élargissement qui résulte de ce fonctionnement anticline répété et très localisé est à l'origine de la séparation en deux portions méristématiques. Par ailleurs, le phénomène est indépendant de la formation des feuilles par ce même méristème.

Nolan observe une évolution à peu près identique du point végétatif inflorescentiel lorsque celui-ci a acquis un certain développement ; mais le partage se produit ici au niveau du lieu de formation latéral de bractées (fig. 46), si bien que l'un des produits de la bifurcation aurait valeur d'un volumineux bourgeon axillaire, tandis que l'autre serait le méristème proprement dit de l'axe d'inflorescence.

Ceci amène Nolan à ressentir le besoin de posséder une définition analyti-

-que de la dichotomie, pour pouvoir la distinguer des autres modes fondamentaux de ramification dans des cas d'interprétation assez délicate. Or il constate que les caractérisations proposées jusqu'alors manquent de finesse et que trop souvent l'usage du mot dichotomie est fondé uniquement sur des données assez superficielles. En tenant compte de ses propres observations sur l'Asclepias syriaca, il propose à son tour une définition de la vraie dichotomie : bifurcation produite par un centre apical (à une ou plusieurs cellules initiales) modifié par des divisions cellulaires internes en deux nouveaux centres apicaux. Chaque nouvel apex est dépourvu de pièce appendiculaire axillante et les deux apex formés sont égaux ou inégaux en dimensions. Il faudrait donc distinguer de la vraie dichotomie une "paradichotomie" pour laquelle le centre apical cesse son fonctionnement ; deux nouveaux centres se différencient alors sur ses flancs, suivant un dispositif semblable à ce qui a été décrit par Bierhorst (1954) chez le Psilotum nudum. Quant à la pseudodichotomie, elle correspondrait à la naissance d'un bourgeon axillaire, directement sur le flanc du centre apical ; c'est elle qui serait présente dans le pédoncule inflorescentiel de l'Asclepias syriaca, comme au cours de la formation des stolons chez l'Hydrocharis morsus-ranae par exemple (Cutter, 1964).

## B - LES DIFFICULTES RENCONTREES POUR LA RECONNAISSANCE DU PHENOMENE DE DICHOTOMIE.

### 1. Pas de définition satisfaisante, car pas d'études analytiques fines sur les processus du partage apical.

Si Nolan a dû redéfinir la ramification terminale et si les auteurs ne sont pas d'accord dans le choix des exemples, c'est qu'en effet les tentatives de caractérisation faites jusqu'alors manquent de clarté ou de précision. Un certain nombre d'auteurs utilisent systématiquement le terme chaque fois qu'un système de pousses montre des fourches apparentes : ce fut le cas de Clos, c'est le cas de Greguss qui n'a observé qu'à des arbres adultes (Nolan propose de réserver à ces images le mot de bifurcation, avec un sens purement descriptif qui ne préjuge nullement du processus ontogénique réel et nous pensons que cette proposition est particulièrement heureuse dans le cas présent ; c'est ainsi que nous emploierons le mot bifurcation chaque fois que nous voudrions décrire un exemple, sans attribuer de valeur interprétative à ce terme).

Lorsqu'une définition a été donnée, c'est avec une certaine part d'ambiguïté : Sachs (1872), puis à sa suite Troll (1937), Foster et Gifford (1959) et Emberger

(1950) considèrent qu'il y a dichotomie lorsque la croissance du sommet de la pousse cesse dans la direction suivie jusqu'alors et se continue par deux nouveaux sommets à directions de croissance divergentes. Troll ajoute que l'interruption de la croissance est plus nette lorsqu'il y a des cellules initiales et prend comme exemple le cas des Psilotum : d'après Solms-Laubach (1884), la cellule apicale primitive "s'évanouit", si bien que le point végétatif devient dormant dans sa partie la plus axiale ; pendant ce temps, des aires latérales apparaissent, d'abord sans initiale, mais bientôt l'une des cellules dans chacune des deux aires deviendra une nouvelle initiale. Plus récemment, Buvat (1955) a décrit un exemple qui illustre cette façon de voir : chez le Selaginella kraussiana (fig. 47 et 48), "chaque apex se divise en deux nouveaux de dimensions presque semblables. Le plus petit des deux provient d'un flanc de l'ancien, le flanc gauche sur la figure 48, dont quelques cellules très près du sommet grandissent et deviennent des apicales ( $a_2$ ). Les plus axiales des apicales anciennes se mettent au contraire à proliférer et ce sont de grandes cellules qui les bordaient vers la droite de la figure 48, qui deviennent les apicales du plus grand des méristèmes-fils ( $a_1$ ). Un premier fait qui ne semble pas encore avoir été signalé est donc que les apicales anciennes "rentrent dans le rang", tandis que les apicales nouvelles résultent d'une différenciation de cellules plus ou moins latérales de l'apex ancien".

Malheureusement, le mécanisme du partage ainsi décrit n'est absolument pas différent de celui d'une ramification latérale anticipée, avec avortement de la portion centrale résiduelle du méristème porteur, chez le Begonia vitifolia (Goebel, 1928, p. 110) ou le Mirabilis jalapa (Champagnat et Laurent, 1956), si ce n'est que dans ces derniers cas le bourgeonnement latéral est en même temps axillaire d'une feuille ou d'une bractée. N'y a-t-il donc pas d'autre différence entre les deux modes fondamentaux de ramification ? En ce cas, il serait inutile de préciser dans une définition les particularités histogénétiques de ces deux types.

A mi-chemin entre les deux façons d'exprimer des mécanismes semblables (dichotomie due à l'évanouissement de la partie la plus axiale du point végétatif et ramification latérale anticipée avec avortement de la portion centrale résiduelle du méristème) se place l'interprétation par Hallé et Oldeman (1970, p. 40) de la ramification chez l'Hyphaene thebaica : "le méristème édificateur de chaque article disparaît, de façon brutale et complète ; il est remplacé par deux méristèmes latéraux qui édifient les deux branches". Quant à l'origine des deux branches, "qui ne sont pas axillées", les auteurs admettent un mécanisme analogue à celui décrit par Buvat

la Sélaginelle ; ils refusent cependant la réalité de la dichotomie chez cette espèce, mais il ne font pas non plus intervenir un mécanisme de ramification latérale anticipée.

D'autres tentatives sont insuffisantes : Campbell (1918) définit la dichotomie comme l'augmentation du nombre originel de cellules, suivie par la furcation du cylindre pléromique. Mais une telle définition ne concerne que les végétaux vasculaires et n'apporte aucune explication sur l'origine de la furcation du cylindre pléromique. Toute une partie du phénomène est ainsi passée sous silence. De même Nolan, s'il précise que dans la vraie dichotomie des divisions cellulaires apparaissent dans le centre apical, ne justifie pas comment naissent les nouveaux centres apicaux.

Ainsi l'accumulation considérable de documents concernant la ramification dichotome chez les plantes vasculaires actuelles et fossiles se trouve-t-elle rendue d'intérêt limité, par suite de l'absence d'une compréhension claire et précise de ce à quoi correspond le phénomène. La ramification dichotome est-elle différente dans sa nature et dans sa réalisation de la ramification latérale ? Existe-t-il plusieurs mécanismes aboutissant à un partage qui mériterait la dénomination de ramification terminale ? Autant de questions laissées jusqu'à maintenant en suspens.

## 2. Un effort analytique nouveau : les travaux de Bugnon.

Constatant l'insuffisance dans les efforts d'analyse de la notion, Bugnon (1968) se propose de rechercher si la nature profonde des deux types de ramification est la même, la dichotomie ne constituant qu'un cas limite de la ramification latérale (ou l'inverse), ou bien s'il existe vraiment deux systèmes foncièrement différents et, dans cette dernière éventualité, quelle est la nature de la différence. Pour tenter de répondre à ces questions, il réenvisage quelques cas classiques de dichotomie chez les Algues. Chez le Dictyota dichotoma, une altération temporaire du mécanisme du crois-  
sance en longueur se traduit par le doublement de la cellule apicale, immédiatement suivi d'une reprise de la croissance en longueur originelle, mais avec une très légère divergence d'axe d'élongation dans chacun des deux nouveaux foyers apicaux ; le doublement de l'apicale, c'est-à-dire une altération temporaire de polarité, est une condition nécessaire pour qu'il y ait dichotomie, mais non suffisante et c'est l'inflexion légère de l'axe de croissance générale en longueur qui détermine le partage. D'autres mécanismes supplémentaires interviennent chez le Dictyopteris membranacea, le Taonia atomaria, le Scinaia furcellata.

Mais, indépendamment des détails de réalisation propres à chaque cas, il apparaît que la dichotomie chez ces espèces consiste en un "partage d'un flux de croissance longitudinale préexistant en deux portions perpétuant le premier" ; autrement dit, la ramification terminale résulte d'un incident au cours d'un phénomène de croissance en longueur, cette croissance se perpétuant de part et d'autre du lieu de doublement (fig. 49).

Au contraire, lorsqu'il y a ramification latérale identifiée comme telle (*Sphacelaria plumula*, *Halopteris scoparia*), celle-ci est définie comme "la création sur un axe d'un ou plusieurs flux de croissance différents et indépendants du flux d'élongation général de cet axe porteur" ; la ramification latérale serait ainsi par rapport à la croissance de l'axe porteur, un processus de croissance en largeur localisé (fig. 50).

En somme, dans l'esprit de Bugnon, il y a dichotomie chez le *Dictyota dichotoma* parce qu'il y a poursuite de la même polarité de croissance avant et après le processus de doublement étranger à cette croissance ; mais il y aurait ramification latérale (avec arrêt de la croissance en longueur sur l'axe-support) si la croissance adoptait comme axe de polarité celui du processus de doublement, étranger à la croissance générale originelle.

Bugnon conclut ainsi à la dualité réelle des types fondamentaux de ramification et propose une caractérisation pour chacun d'eux, faisant intervenir la notion de permanence ou de changement définitif de la polarité cellulaire de croissance. L'auteur approfondit ensuite cette analyse (Bugnon, 1971) en proposant la distinction non plus entre deux, mais entre trois modes de ramification (ramification terminale, latérale et résolutive), parmi lesquels la dichotomie représente le partage d'un organe en cours de croissance en longueur, alors que la ramification résolutive est un partage d'un foyer de croissance encore non soumis au processus de croissance en longueur.

Cette analyse semble intéressante, car elle permet à l'auteur de lever une incertitude dans des cas d'interprétation délicate de ramification pseudo-dichotome par exemple.

## C - IMPORTANCE DE LA COMPREHENSION DU PHENOMENE.

Indépendamment d'un aspect théorique déjà évoqué, qui consiste à savoir

quel rôle la dichotomie a joué dans l'évolution et joue chez les végétaux actuels des divers groupes de Plantes vasculaires, il convient de souligner un autre aspect important de la compréhension du phénomène : à supposer que la ramification terminale soit de nature différente de la ramification latérale, elle constitue un fait morphologique majeur, au même titre que la croissance, la différenciation et que, bien entendu, les autres types de ramification. Dès lors, il est indispensable d'en établir une analyse morphologique correcte, permettant d'aborder ultérieurement les problèmes du déterminisme de ce phénomène.

Par ailleurs, l'analyse morphologique devra aboutir à des modèles généralisés, traduisant la réalité commune à toutes les structures végétales pouvant être soumises à ramification terminale (méristèmes, cellules initiales, apex de filaments coenocytiques).

Enfin, ces modèles de morphogenèse devront également mettre en relief d'éventuels processus particuliers, propres à tel ou tel type de groupes végétaux ou de structures, par exemple ce qui pourrait caractériser la dichotomie dans les méristèmes terminaux des Angiospermes.

## II - RESULTATS OBTENUS A LA SUITE D'OBSERVATIONS PERSONNELLES ET DISCUSSION

### A - LA RAMIFICATION DICHOTOME DECRITE PAR NOLAN CHEZ L'ASCLEPIAS SYRIACA N'EST QU'UNE RAMIFICATION LATERALE ANTICIPEE.

Nolan a en réalité fait l'étude d'un certain nombre d'espèces, mais il rapporte que pour les phénomènes essentiels de la ramification, elles suivent le modèle de l'Asclepias syriaca. Nous avons étudié plusieurs espèces dont la croissance et la ramification sont analogues à celles de l'Asclepias : Arauja sericifera, Gomphocarpus fruticosus, etc.

Pour chacune de ces espèces, nous nous sommes efforcé de saisir toutes les étapes de l'ontogenèse caulinaire : croissance et structure fonctionnelle du méristème terminal, mode d'initiation des feuilles et leur transformation en primordium, mode d'initiation des bourgeons latéraux axillaires et leur transformation en primordium,

mode d'initiation et d'évolution des inflorescences qui semblent résulter d'une dichotomie de l'apex principal. Nous indiquons ci-après les principaux faits d'observation correspondant à chacune des catégories d'organes.

### 1. Cas de l'*Arauja sericifera*.

Le méristème terminal, à l'état végétatif, présente la stratification habituelle en tunica et corpus ; la tunica est très épaisse, avec six ou sept couches cellulaires indépendantes ; le corpus forme un noyau amygdaloïde limité inférieurement par le dernier couple foliaire constitué, en cours de différenciation cellulaire (avec notamment différenciation de laticifères). Au stade du plastochrone envisagé (fig. 51), qui est celui de l'aire maximale, avec coupe perpendiculaire au plan de future initiation appendiculaire, la zone où l'activité mitotique est la plus prononcée représente une cupule constituée des portions périphériques de la tunica et des zones latérales et profonde du corpus ; en situation axiale donc, une masse cônique à base superficielle (une dizaine de cellules en T1) et sommet placé dans la partie la plus élevée du corpus est à cellules moins euméristématiques que celles de la zone périphérique (nucléoles plus petits et plus nombreux, cytoplasme moins colorable) ; le corpus se partage donc du point de vue de l'activité en deux zones inégales : une portion supérieure peu active, d'une dizaine de cellules et une portion inférieure active qui dans sa partie basale montre des mitoses à direction essentiellement péricline alors que la partie supérieure montre des divisions moins rigoureusement orientées. De la localisation de l'activité et des orientations des divisions, il résulte pour le méristème, et dans le plan de la coupe, surtout, un rehaussement au-dessus du dernier noeud ; ce rehaussement s'accompagne d'un léger élargissement à cause des orientations de divisions dans le corpus : naturellement, dans le plan d'initiation perpendiculaire à celui de la coupe, l'élargissement est plus important. Ainsi le mode de croissance du méristème terminal est-il classique ; il peut être exprimé (fig. 52) par un modèle de croissance basipète à six ou sept lignes de croissance parallèles à la surface et indépendantes les unes des autres, plus une direction générale de croissance dans le corpus, pas aussi étroitement polarisée, mais à dominante axiale.

L'initiation foliaire (fig. 53) se marque, à l'intérieur du méristème périphérique par des cloisonnements périclines qui affectent des cellules tunicales à l'exception de celles des deux premières assises ; ainsi apparaissent de courtes files transverses de cellules superposées sur une hauteur du méristème terminal qui correspond à la presque totalité du méristème périphérique. L'initiation puis la transformation en primordium

consistent donc du point de vue d'un modèle de croissance (fig. 54) en l'apparition d'un foyer de croissance transverse par rapport à la direction générale de croissance de l'axe organisateur.

Les premiers signes de la formation d'un bourgeon axillaire sont précoces : à la mesure où ils apparaissent dès F1 c'est-à-dire au contact du méristème périphérique (voir fig. 51) ; mais cette formation semble anticipée uniquement parce que le plastochrone est long tout particulièrement après l'initiation foliaire ; il en résulte que le niveau F1 se différencie notablement (tissus nodaux, élargissement de la base d'insertion appendiculaire avec constitution d'un rebord annulaire inter-foliaire), bourgeon axillaire compris, alors que ceci se serait produit vers le niveau F2 ou F3 si la régénération du méristème terminal avait été plus rapide. A ce stade, celui de la figure 51, le matériel cellulaire à l'origine des bourgeons axillaires est en place sous forme de deux noyaux inégaux puisque cette espèce montre une anisocladie.

Les limites de ce massif gemmaire sont plus nettement reconnaissables quand se manifeste la dédifférenciation des cellules (fig. 55) et il apparaît alors qu'il comprend toutes les couches tunicales en prolongation de celles du méristème terminal et la partie latérale et superficielle du corpus ; il apparaît aussi que par rapport à un axe vertical passant par le sinus foliaire, le massif gemmaire est dissymétrique par le matériel cellulaire plus abondant du côté axial. Dans un deuxième temps (fig. 56), des mitoses ont lieu en profondeur de la tunica et dans le corpus, avec une dominance des cloisonnements périclinales ; c'est à ce stade qu'apparaissent les premiers signes de formation d'une shell-zone avec quelques cellules étroites dans la zone profonde latérale-axiale. La poussée vers l'extérieur, due surtout aux recloisonnements dans le corpus et les couches tunicales internes, se traduit par la saillie du primordium gemmaire donc la déformation du manteau tunical (fig. 57) ; dès lors une activité générale de recloisonnement continue la précédente dans le corpus qui atteint un état euméristématique et la shell-zone puis dans la tunica sur toute sa surface. Les divisions, anticlines dans le corpus supérieur et à dominante péricline dans le corpus inférieur (fig. 58) sont à l'origine d'un nouveau foyer caulinaire structuré, rapidement organogène pour les préfeuilles et qui alors atteindra la zonation apicale-basale du méristème végétatif adulte.

Le modèle de croissance (fig. 59) correspond d'abord à une croissance transverse par rapport à la surface de l'axe générateur ; par contre, les couches tunicales externes continuent le même type de fonctionnement qui s'apparente à la croissance

en longueur de la tige porteuse, mais leur changement de position fait qu'elles participent à la croissance transverse génératrice du bourgeon latéral ; leur polarité de recloisonnement n'a subi aucun changement.

Il reste enfin à analyser le mode d'apparition des inflorescences "extra-axillaires". Au-dessus du dernier niveau mixte,  $n-1$ , formé, le méristème terminal montre (fig. 60) un ensemble homogène de cellules euméristématiques. Cette activité générale amène à un méristème rehaussé et élargi (fig. 61) ; au stade de la coupe représentée en figure 61 se fait l'initiation des  $F_n$  dans un plan oblique par rapport à celui de la coupe et nous retrouvons une image en cupule à cause d'une légère perte d'activité dans la tunica axiale, d'une conservation de l'état euméristématique au moins dans le corpus supérieur et de l'apparition de deux zones périphériques hyperméristématiques au droit de l'inflorescence  $n-1$  et dans la zone opposée où se prépare l'initiation de l'inflorescence  $n$  ; le modèle de croissance est donc identique à celui d'un méristème purement végétatif. Sur le flanc gauche, dans la zone subsommitale activée, les premiers signes de l'initiation se situent au contact entre tunica et corpus ; ici, un foyer assez large (environ cinq à six cellules en diamètre) voit ses cellules subir une à deux divisions périclines ; comme cela se produit dans les couches tunicales profondes ( $T_5$  et  $T_6$ ) et à la surface du corpus, il en résulte un accroissement diamétral non négligeable, dirigé à peu près à  $45^\circ$  par rapport à l'axe d'élongation de la tige porteuse, et une déformation tunicale correspondante. Très vite cette évolution se poursuit (fig. 62), alors que pour le méristème terminal, seul le corpus reste actif. Dans le primordium d'inflorescence, les divisions périclines atteignent au plus haut la quatrième assise tunicale ; dès ce stade le méristème inflorescentiel présente un modèle de croissance proche de celui déjà décrit pour le méristème terminal végétatif et les méristèmes axillaires des feuilles : divisions anticlines dans les assises tunicales et divisions essentiellement périclines dans le corpus. Le bord de la zone active du primordium se trouve à une distance d'environ dix cellules de l'axe théorique d'élongation caulinaire.

Le méristème terminal va commencer à se rétablir dans son activité de croissance (fig. 63), d'abord dans le secteur opposé à celui de l'inflorescence  $n$  par des cloisonnements dans le corpus et les tunicales profondes de cette zone, puis cette activité va se généraliser à tout le méristème amenant au stade de la figure 60. Dans le même temps que débute cette restauration, quelques cellules latérales du corpus et de la portion axiale de la tunica subissent des divisions anticlines créant une image en shell-zone partielle au contact de la zone sommitale et du primordium inflorescentiel.

Ainsi, le modèle d'apparition et de croissance initiale de l'inflorescence est fondamentalement le même, chez l'Arauja sericifera, que celui des feuilles ou des bourgeons axillaires (fig. 64) : croissance latérale, transverse par rapport à la direction d'élongation de l'axe porteur, dans une première phase ; le primordium formé s'accroît ensuite par poursuite de cette croissance transverse, accompagnée d'une croissance tunicale qui n'a pas changé dans son fonctionnement par rapport à ce qui se passait pour l'axe, mais dont les cellules actives ont vu seulement leur position se modifier. Les différences principales entre l'ontogenèse d'une feuille et celle de l'inflorescence résident dans la profondeur du lieu d'initiation, plus grande pour l'inflorescence, et dans la largeur de la base d'implantation, plus grande également pour l'inflorescence ; mais cette plus grande largeur affecte seulement la partie basiscopique du primordium inflorescentiel ; la distance au sommet caulinaire reste la même.

## 2. Cas du Gomphocarpus fruticosus.

Chez cette espèce, la répartition des feuilles et inflorescences de la zone fertile est sensiblement la même que chez l'Arauja sericifera et les Asclepias : feuilles sur quatre orthostiques opposées deux à deux, inflorescences sur deux orthostiques opposées, avec là aussi, pour chaque niveau appendiculaire, un ensemble de deux feuilles et d'une inflorescence.

Les phénomènes de l'initiation des feuilles et des bourgeons axillaires sont les mêmes que ceux décrits pour l'Arauja.

Dans le plan inflorescentiel, au moment de l'évolution en ébauche de l'inflorescence n-1, la portion restante du méristème est homogène, euméristématique (fig. 65). Cette homogénéité persiste ensuite, car toutes les zones méristématiques participent à l'activité de croissance préparant le cycle suivant d'organogenèse (fig. 66 et 67) avec polarisation de cette croissance : parallèle à la surface au niveau des assises tunicales, elle est à direction longitudinale dominante pour le corpus.

L'initiation de l'inflorescence (fig. 68) débute là aussi par l'apparition de cloisonnements dans la zone située à la limite entre tunica et corpus et dans la portion périphérique du méristème ; ces divisions construisent de courtes files cellulaires obliques par rapport à la direction générale d'élongation du méristème ; après que cette activité mitotique ait atteint la troisième assise tunicale, le primordium fortement

méristématique dans son ensemble, à large base d'insertion montre rapidement une activité de croissance polarisée qui l'individualise comme un méristème organisé ; au contact de ce primordium, le méristème terminal subit, sur toute sa hauteur, des divisions anticlines à l'origine d'une shell-zone (fig. 65).

Ainsi, l'étude des deux exemples précédents permet de conclure à l'identité fondamentale entre les processus de croissance qui aboutissent à la création d'un primordium foliaire, d'un primordium de bourgeon axillaire et d'un primordium d'inflorescence "extra-axillaire". Ce dernier résulte donc d'une ramification latérale au même titre qu'un bourgeon axillaire ; il ne s'en distingue, outre l'absence apparente de pièce foliaire axillante, que par sa précocité, comparable à celle d'une initiation foliaire, et la hauteur plus grande de son insertion sur l'axe porteur. Il paraît injustifié de rattacher le type de formation de l'inflorescence à une catégorie particulière de ramification, différente de la ramification latérale.

### 3. Discussion des faits décrits par Nolan chez l'*Asclepias syriaca*.

L'essentiel des observations de Nolan correspond à la constatation que le primordium inflorescentiel se forme sans qu'il existe une feuille axillante, puis à la comparaison de la structure du méristème terminal de la pousse avant et après l'apparition des premiers cloisonnements à l'origine de la ramification. En ce qui concerne le premier point, il ne saurait être question d'en faire un élément fondamental pour la distinction d'une ramification dichotome, car nombreux sont les cas de ramification latérale certaine où la production d'un bourgeon est indépendante de la présence d'une feuille axillante (cas spécialement commun dans les inflorescences) et, par ailleurs, on pourrait très bien concevoir a priori qu'une dichotomie intervienne au moment où le méristème terminal engendre un couple foliaire. Quand au second point, il ne nous paraît pas avoir été l'objet d'une étude régulièrement suivie dans le temps, d'après les indications et les figures présentées. Est-ce vraiment le méristème apical qui s'élargit régulièrement et symétriquement par rapport à son axe de croissance, avec apparition de recloisonnements verticaux dans cette zone axiale séparant deux méristèmes, S et P (fig. 44 et 45) ? Ne s'agit-il pas aussi bien d'un méristème terminal, S, dont le flanc gauche aurait eu des recloisonnements latéraux générateurs d'un volumineux bourgeon latéral, P, d'origine profonde, S se trouvant alors réduit à son "aire minimale", mais ne représentant en aucune façon une moitié équivalente à P ? Il conviendrait vraiment de connaître en détail tout le déroulement plastochronique pour pouvoir mieux

apprécier la signification à accorder à chacun des éléments de la pousse ramifiée.

Enfin, on peut s'étonner que Nolan ait décrit des faits exactement identiques dans le comportement des inflorescences et qu'il en ait tiré des conclusions toutes différentes, à cause de la présence supplémentaire de bractées. C'est là reconnaître une fois de plus l'absence de critères valables pour la distinction entre les deux modes fondamentaux de ramification, latérale et terminale, dans les travaux antérieurs.

Nous pensons quant à nous que les faits décrits par Nolan dans le méristème terminal de la pousse sont foncièrement les mêmes que ceux que nous avons observés. Nous pouvons même nous expliquer l'erreur d'interprétation de l'auteur en comparant le cas de l'Arauja sericifera à celui du Gomphocarpus fruticosus.

On constate pour l'Arauja que le méristème terminal présente, après une initiation inflorescentielle, une courte période où il conserve une activation générale, mais il apparaît rapidement une activité mitotique localisée suivant une zone cupulaire, alors que dans le même temps la zone apicale-axiale devient moins méristématique. Chez le Gomphocarpus, par contre, le méristème conserve cet état uniformément euméristématique tout au long de la phase préparatoire du nouveau cycle d'organogenèse. Ce n'est qu'au moment de l'initiation de l'inflorescence et celle des feuilles qu'apparaît une hétérogénéité notable, par l'accentuation du caractère euméristématique dans la zone d'initiation (fig. 68), alors qu'inversement au moment de l'initiation inflorescentielle, la zone profonde et la zone latérale non organogène du méristème subissent un début de différenciation. Il en résulte que chez l'Arauja, l'existence d'une phase de croissance bien marquée pendant l'intercycle d'organogenèse et le fait que cette croissance soit d'abord plus importante dans le secteur de future initiation inflorescentielle (voir fig. 61) permettent au méristème de conserver une direction verticale d'élongation ; chez le Gomphocarpus, cette phase de "récupération" dans la croissance de la zone non organogène ne se produit pas immédiatement ; elle n'a lieu qu'à l'occasion de l'initiation inflorescentielle. Le méristème du Gomphocarpus est finalement élargi et rehaussé, mais son axe d'élongation est oblique (fig. 66 et 67).

Nous avons également observé ce caractère particulier chez l'Asclepias curassavica (fig. 70 et 71) où il est cependant moins marqué, se rapprochant plus du cas de l'Asclepias syriaca ; de ce point de vue, les Asclepias sont intermédiaires entre l'Arauja et le Gomphocarpus. La juxtaposition, à un certain moment de

l'organogenèse, d'un méristème terminal à axe d'élongation oblique et d'un méristème latéral inflorescentiel dont l'axe de croissance est oblique par nature et qui est rapidement structuré peut laisser à penser qu'il y a là deux méristèmes équivalents nés d'un partage apical. Des différences entre espèces liées à des variations dans la chronologie des phénomènes de croissance du méristème terminal ne doivent pas masquer un fait indiscutable : la formation de l'inflorescence "extra-axillaire" relève bien d'une ramification latérale anticipée.

Ajoutons enfin que cette illusion d'un partage apical à l'origine de l'inflorescence peut rester apparente sur la pousse adulte avec la tige en ligne brisée et les images de bifurcation au niveau de chaque insertion d'un pédoncule inflorescentiel. Cet aspect final est en réalité le résultat d'une forte activité de croissance en longueur dans le corpus pour le méristème inflorescentiel (fig. 68) alors que, dans le même temps, la même activité est beaucoup plus faible pour le méristème terminal ; ce déséquilibre se répercute dans la croissance internodale (fig. 69).

#### B - CE TYPE DE RAMIFICATION LATÉRALE ANTICIPÉE EST CONNU CHEZ D'AUTRES ANGIOSPERMES.

Les images que nous observons au moment de la formation d'une inflorescence chez *Arauja sericifera* et le *Gomphocarpus fruticosus* ne sont pas sans équivalent ailleurs : un phénomène tout à fait identique a été décrit par Bugnon (1953) chez des Ampélidacées, précisément aussi lors de la formation d'inflorescences ou de vrilles "extra-axillaires" ; de même, la naissance des stolons chez le *Vallisneria spiralis* (Bugnon et Joffrin, 1962) et l'*Hydrocharis morsus-ranae* (Bugnon et Joffrin, 1963 ; Loiseau et Nougarede, 1963) s'effectue selon les mêmes processus.

Chez le *Cissus tweediana* pris comme exemple d'Ampélidacées pour l'ontogénie de la vrille ou de l'inflorescence par Bugnon, la naissance d'une vrille est sensiblement contemporaine de celle d'une feuille, en situation diamétralement opposée par rapport à l'axe d'élongation de la pousse, ce qui facilite la comparaison entre les deux formations sur des coupes longitudinales médianes. La feuille naît, d'après la figure fournie par l'auteur, à environ quatre ou cinq cellules superficielles au-delà de l'axe virtuel d'élongation du sarment, par des recloisonnements périclinales qui affectent surtout la première couche du corpus, sous la tunica bisériée ; la vrille apparaît pratiquement de façon symétrique par rapport à la feuille, en utilisant à peine plus de matériel cellulaire : sa base supérieure se place à environ trois cellules de l'axe virtuel

caulinaire, les recloisonnements se font également dans le corpus ; par ailleurs une shell-zone apparaît et entre en fonction immédiatement au contact de la zone sommitale et de l'organe. S'il n'y avait pas de feuille de l'autre côté, l'image rappellerait fort celle présentée par Nolan lui-même chez l'Asclepias syriaca ; par rapport à l'axe porteur, la vrille se comporte donc comme la feuille et représente bien une formation latérale, anticipée par rapport au niveau d'insertion habituel d'un bourgeon latéral, mais pas plus anticipé que la feuille.

Chez l'Hydrocharis morsus-ranae, les diverses figures fournies par les auteurs montrent également que l'amorce d'un stolon se réalise dans le méristème périphérique du point végétatif terminal, avec une base d'implantation suffisamment proche de l'axe caulinaire virtuel pour que les recloisonnements périclines les plus profonds soient presque médians ; il n'empêche que toute la croissance initiale du jeune initium puis primordium de stolon s'effectue par la poursuite de ces recloisonnements périclines dominants, tandis que le reste du méristème terminal reprend son fonctionnement primitif après un temps de restauration ; le stolon résulte de la création d'un processus de croissance transverse et de sa continuation, et non pas d'un partage du méristème terminal. C'est bien ainsi que l'ont compris les auteurs précités.

## C - UN ARGUMENT COMPLEMENTAIRE : LA BIFURCATION PROVENANT D'UNE RAMIFICATION LATERALE SYMETRIQUE.

Nous avons souligné plus haut à propos du cas du *Cissus tweediana* combien les images de coupes longitudinales d'apex étaient instructives lorsque deux organes de nature différente étaient initiés simultanément sur les flancs du méristème terminal ; il en est de même lorsqu'il y a apparition de deux organes identiques, un de chaque côté de l'axe porteur et c'est ce qui est parfaitement réalisé chez le Carissa macrocarpa (Brunaud, 1970) et le Tabernaemontana dichotoma.

### 1. Les épines bifurquées des Carissa.

Lorsque le méristème terminal s'est transformé en méristème d'épine, son évolution est la suivante : après l'initiation des dernières feuilles végétatives, le méristème prend la forme d'une masse cônique à sommet obtus (fig. 72) ; la vacuolisation et l'élargissement cellulaires sont suffisamment rapides au niveau du méristème médullaire pour élargir la base d'insertion de l'ensemble et localiser l'activité prolifératrice suivant

un large manchon, lequel conserve d'ailleurs une plus forte activité dans les zones latérales ; c'est là qu'apparaît un nouvel élargissement préparatoire pour l'initiation des bractées. Une telle évolution, amorcée en figure 72, est nette au moment de la formation des bractées, B (fig. 73), légèrement asynchrones comme l'étaient les feuilles végétatives.

A un stade plus avancé (fig. 74), où les cordons procambiaux gagnent la base des primordiums de bractées, le méristème s'est considérablement élargi dans le plan de celles-ci. A l'aisselle de B 1 ou plus exactement dans une portion importante de la masse tissulaire comprise entre B 1 et l'axe du méristème, un massif de cellules acquiert des caractères fortement méristématiques, ce qui traduit une initiation en cours ; la zone correspondante proche de B 2 est encore en élargissement par des cloisonnements anticlines répétés ; il persiste une zone axiale étroite, plus différenciée, réduite à quelques cellules seulement en largeur.

Un stade plus avancé encore, examiné en coupe transversale (fig. 75), montre, outre les deux bractées diamétralement opposées, deux masses en initiation, un peu inégales et très rapprochées dans leur partie médiane, plus éloignées latéralement d'une zone sommitale et latérale résiduelle, inactive et qui le demeurera. Il n'y a aucune indication de shell-zone entre cette portion axiale étroite et les deux massifs paramédians. Il y a donc une succession simple : recloisonnements anticlines latéraux, d'où élargissement de l'ensemble du méristème suivant le plan médian bractéal, puis acquisition de caractères euméristématiques dans toute la zone latérale élargie, enfin achèvement de l'initiation dans ces territoires. Pendant ces deux dernière phases, la partie la plus sommitale du méristème caulinaire n'a aucune activité, pas même au contact des deux foyers latéraux.

Dès lors, la suite de l'évolution consistera en l'accentuation des particularités précédentes (fig. 76) : évolution des primordiums de bractées et, surtout, accroissement des deux foyers paramédians formant rapidement deux gros primordiums sensiblement égaux. La transformation en primordiums gemmaires s'effectue par des mitoses à dominante péricline dispersées dans les couches externes du corpus, puis, lorsque la déformation appendiculaire est suffisamment prononcée, par des mitoses anticlines par rapport aux nouvelles surfaces (c'est-à-dire toujours périclines par rapport à la surface primitive), dans la tunica et le corpus.

Au moment où s'ébauchent les deux premières branches du système épineux, la partie sommitale inactive peut garder sa position médiane et rester apparente sur une coupe longitudinale ou transversale (fig. 77), ou bien s'estomper lorsqu'elle est entraînée et déformée par la croissance plus active de l'une ou l'autre des deux branches (fig. 78).

Ces deux méristèmes s'organisent à leur tour, formant un dôme obtus très actif suivant un large manchon superficiel, puis fonctionnant de façon foncièrement identique à celle qui vient d'être décrite : double élargissement latéral dans la portion supérieure paramédiane, initiation de deux bractées, B', aménagement de deux larges surfaces gemmaires, tandis que la portion strictement médiane, toujours étroite, ne participe pas à cette activité et commence à subir la différenciation cellulaire. Après soulèvement des deux nouveaux primordiums gemmaires, chacun des quatre méristèmes peut, à nouveau, produire une bifurcation avant la transformation en épine.

Ainsi, les premières manifestations de la ramification du système épineux chez le Carissa macrocarpa se révèlent comme étant fort semblables à l'apparition d'une inflorescence supposée résulter d'une dichotomie chez l'Asclepias syriaca : même localisation par rapport à l'axe ou à peu près, la distance à l'axe virtuel étant ici plus restreinte, même importance en volume, même orientation des mitoses, bien qu'il n'existe pas ici de shell-zone séparant la masse en initiation du reste du méristème. Les différences essentielles entre les deux cas proviennent 1°) d'abord de la formation simultanée d'un deuxième bourgeon en face du premier, chez le Carissa macrocarpa, ce qui permet de montrer qu'il ne s'agit pas d'un partage d'un méristème caulinaire, mais de la prolifération de deux territoires de celui-ci suivant une direction perpendiculaire à la direction de croissance primitive, le reste du méristème cessant son fonctionnement ; 2°) de la présence de bractées axillantes, qui fait que les deux bras d'une épine ne se distinguent en définitive de deux bourgeons axillaires normaux que par leur extrême précocité puisqu'ils sont subcontemporains de leurs bractées axillantes ; or ceci n'a rien d'exceptionnel et nous en avons déjà noté des cas par ailleurs, lors de sympodisations précoces ; 3°) enfin de l'arrêt de croissance définitif du méristème primitif.

Si quelque doute subsistait sur la valeur de cette interprétation, il suffirait de comparer le cas du Carissa macrocarpa à celui plus simple du Tabernaemontana dichotoma.

## 2. Les rameaux bifurqués du *Tabernaemontana dichotoma*.

La ramification dans le genre *Tabernaemontana* a déjà fait l'objet d'études de la part de Prévost (1966). D'après cet auteur et nos propres observations qui viennent confirmer les faits décrits, les arbustes sont construits par une succession d' "articles" dont le nombre de paires de feuilles végétatives est constant (4 chez *Tabernaemontana crassa*) ; le méristème terminal cesse son fonctionnement et ce sont deux nouveaux articles, axillaires de feuilles-écailles peu apparentes qui assurent le relais ontogénique (fig. 79). Le premier article épicotylaire et les quelques suivants ont un nombre de feuilles plus élevé.

Examinons les modalités d'apparition des articles successifs.

Tout d'abord, le fonctionnement du méristème terminal est le suivant, au cours d'un plastochrone : après surrection des deux derniers primordiums foliaires  $F_n$  (fig. 80), le méristème se trouve réduit à une masse parallélipédique d'environ huit cellules superficielles en largeur et une quinzaine en longueur ; il est homogène quant à ses caractères cytologiques qui sont du type euméristématique ; dans les cellules superficielles, les cloisonnements se répartissent de façon à peu près homogène et sans orientation particulière sauf au contact des primordiums, où il y a une orientation tangentielle privilégiée.

La phase d'aire minimale est assez durable, comme c'est le cas chez beaucoup d'espèces ligneuses observées (*Carissa*, etc...), de telle sorte que le dernier noeud prend des dimensions relatives fort importantes, qui font que l'apex résiduel devient bien vite une aire de constriction apparente entre les deux ébauches foliaires et que l'espace interfoliaire évolue, en s'élargissant en un soubassement pour une crête interfoliaire ; d'où une tendance à l'étirement radiaire des cellules subapicales superficielles, suivant le grand axe de la masse méristématique (fig. 81 et 82).

Après cette phase quiescente, le méristème repasse à une période d'activité localisée notamment aux deux foyers de la nouvelle masse elliptique ; la création de deux territoires d'initiation suivie de la surrection des deux nouveaux primordiums  $F_{n+1}$  correspondants nous ramène à une phase identique à celle dont nous sommes parti. C'est à ce moment seulement qu'on distingue les premiers signes de formation de bourgeons axillaires correspondant aux feuilles  $F_n$ , avec d'ailleurs une anisocladie immédiate (fig. 83).

Lorsque ce fonctionnement du méristème cesse d'être purement phyllogène et qu'il apparaît les deux rameaux qui constitueront les articles suivants du système arbustif, rien n'est changé dans la position ou les dimensions de l'apex résiduel en aire minimale, mais ces cellules constitutives ne vont pas tarder à subir une différenciation assez poussée. Le couple de feuilles Fn subit une triple transformation (fig. 84, 85 et 86) : 1°) les ébauches ne vont pas acquérir une grande longueur si bien qu'elles fourniront des feuilles-écailles ; 2°) l'apparition de foyers d'initiation axillaire a lieu à ce stade Fn, c'est-à-dire peut-être de façon un peu plus anticipée que dans la phase phyllogène du fonctionnement de l'article, encore que la chose soit difficile à apprécier, en raison de la différenciation du méristème résiduel ; mais surtout chaque foyer axillaire devient rapidement une masse beaucoup plus volumineuse, d'abord moins longue que l'apex résiduel, puis plus longue, si bien que ce dernier se trouvera enchâssé au fond de la zone médiane de contact entre les deux nouveaux articles ; 3°) enfin, l'anisocladie fait place ici à une isocladie à peu près parfaite.

En se reportant aux figures établies pour le Rauwolfia vomitoria (p. 70), on se rend compte que les faits sont comparables à ceux décrits chez le Tabernaemontana avec la complication, responsable d'une compréhension moins facile, de la réduction fréquente des bractées axillantes des rameaux-relais.

Dans tous les cas, il s'agit d'une ramification latérale précoce emportant une partie plus ou moins importante du méristème terminal caulinaire. Que ce dernier cesse en même temps son évolution (Carissa, Tabernaemontana) ou la continue (Arauja, Gomphocarpus), que le bourgeon ait une feuille axillante (Carissa, Tabernaemontana) ou qu'il en soit apparemment dépourvu (Arauja, Gomphocarpus), le mode de ramification est profondément identique.

#### D - COMMENT PEUT-ON RESOUDRE UN PROBLEME DE RAMIFICATION ?

1. Nécessité de définitions : celles proposées par Bugnon s'appliquent aisément au cas des Angiospermes.

Tout au long de nos recherches, nous avons essayé d'appliquer les critères proposés par Bugnon pour la caractérisation comparée de la ramification latérale et de la ramification terminale. Ils nous ont régulièrement paru s'appliquer de façon très sa-

tisfaisante, à telle enseigne que nous n'avons pas eu de difficulté à interpréter des cas considérés comme problématiques. Nous faisons nôtres les essais de définition suivants : la ramification latérale provient de l'établissement et la poursuite d'une polarité de croissance transverse par rapport à la polarité de croissance en longueur de l'organe porteur ; la ramification terminale résulte de la poursuite de la polarité de croissance en longueur de l'axe porteur, après un changement de polarité temporaire ou tout autre incident responsable de l'augmentation numérique des axes.

En adoptant cette définition, nous constatons qu'il n'existe sans doute pas de ramification terminale, dichotome, dans la tige des Angiospermes, à en juger par nos propres observations et les descriptions fournies par les auteurs pour des cas litigieux (vrille des Ampélidacées, pousse de Nymphaeacées, stolons des Hydrocharidacées, grappe des Crucifères, et, plus généralement, inflorescences à pédoncules dépourvus de bractées axillantes, tronc de l'*Hyphaene thebaica*, etc.) Toutefois si nous concluons à l'absence totale de la dichotomie dans la tige des Angiospermes normales, il est par contre fort probable qu'on puisse la rencontrer à titre tératologique ; dans un méristème terminal aplati, rubané, on peut concevoir que le point végétatif ainsi modifié soit de largeur variable et qu'au niveau des parties les plus minces, il y ait propagation de l'activité mitotique du manchon périphérique vers le territoire sommital peu actif ; ceci amènerait le ruban à se partager en n méristèmes terminaux moins déformés, sans que soit intervenu autre chose qu'une croissance transverse temporaire, génératrice de l'aspect rubané.

Pourquoi cette absence de dichotomie dans la tige des Angiospermes ? On supposera que c'est le type de structure fonctionnelle normale du méristème caulinaire terminal qui élimine ipso facto la possibilité de ramification terminale.

Dans tout ce qui précède, nous n'avons pris en considération que le cas de tiges à méristème terminal organisé et en cours de fonctionnement ; c'est pour eux que nous concluons en faveur de l'existence d'un seul mode de ramification pour la tige normale, la ramification latérale. On sait que Bugnon (1971) a distingué un autre mode fondamental de ramification, appelée résolutive, pour le cas de masses gemmaires encore inorganisées en tant que méristèmes terminaux participant à une activité de croissance en longueur.

## 2. Recherche d'une méthode générale d'étude des phénomènes de ramification.

En précisant la pensée de Bugnon, il nous semble que les moyens pour résoudre un problème de ramification simulant plus ou moins une dichotomie sont les suivants : une première opération consiste à analyser les modalités de la croissance en longueur de l'organe qui va ultérieurement être soumis à ramification ; on en déduit un modèle de croissance, faisant ressortir les caractères de la polarité de croissance en longueur. Puis on étudiera chez la même espèce les modalités de formation des bourgeons latéraux dont l'interprétation ne peut laisser aucun doute quant à leur valeur de productions issues d'une ramification latérale ; ici encore, on établira le modèle de formation et de croissance initiale de ce bourgeon latéral, en montrant quelle est la variation définitive de polarité de croissance qui a présidé à l'apparition de bourgeon. Ce n'est qu'après l'établissement de ces données de base qu'il conviendra d'aborder l'étude de la ramification d'interprétation délicate ; si son modèle d'apparition et de croissance est identique à celui de la ramification latérale typique, ils'agira d'un cas de ramification latérale anticipée ; si au contraire le processus de ramification se déroule entièrement dans le cadre de la croissance en longueur de l'axe, avec modification surajoutée responsable d'un partage, il s'agira d'un cas de ramification dichotome.

Cette méthode est évidemment adaptable aux autres groupes de végétaux que les Angiospermes.

## BIBLIOGRAPHIE

- BIERHORST (D.W.), 1954 - The subterranean sporophytic axes of Psilotum nudum. Amer. J. Bot., 41, 732-739.
- BRUNAUD (A.), 1970 - Une mise à fleur incomplète ? La transformation en épine du méristème terminal chez une Apocynacée : Carissa macrocarpa (ECKL.) A. DC. Rev. Gén. Bot., 77, 97-109.
- BUGNON (F.), 1953 - Recherches sur la ramification des Ampélidacées. Presses Universitaires de France, Paris.
- BUGNON (F.), 1968 - La notion de dichotomie : essai d'analyse sur l'exemple des Algues. Mém. Soc. bot. Fr., 115, 149-155.
- BUGNON (F.), 1971 - Essai pour une caractérisation des types fondamentaux de ramification chez les végétaux. Mém. Soc. bot. Fr., à l'impression.

- BUGNON (F.), et JOFFRIN (G.), 1962 - Recherches sur la ramification de la pousse chez le Vallisneria spiralis L. Mém. Soc. bot. Fr., 109, 61-72.
- BUGNON (F.), et JOFFRIN (G.), 1963 - Ramification de la pousse chez l'Hydrocharis morsus-ranae L. Bull. Soc. bot. Fr., 110, 34-42.
- BUGNON (P.), 1922 - Sur la ramification dichotome dans les cotylédons. CR. Acad. Sc. Paris, 174, 1194-1196.
- BUVAT (R.), 1955 - Fonctionnement de l'apex des tiges dichotomes et bistéliques de Selaginella Kraussiana BROWN. C.R. Acad. Sc. Paris, 241, 1979-1982.
- CAMPBELL (D.H.), 1918 - The structure and development of mosses and ferns. 3<sup>e</sup> éd., Macmillan, New-York.
- CHADEFAUD (M.), et EMBERGER (L.), 1960 - Traité de Botanique systématique. Masson et Cie, Paris.
- CHAMPAGNAT (M.) et LAURENT (E.), 1956 - Recherches morphologiques sur la ramification de Mirabilis jalapa L. Rev. Gén. Bot., 63, 181-192.
- CLOS (D.), 1855 - Généralité du phénomène de partition dans les plantes. Explication de l'absence de bractée chez les Crucifères et autres végétaux. Bull. Soc. bot. Fr., 2, 499-503.
- CUTTER (E.G.), 1964 - Observations on leaf and bud formation in Hydrocharis morsus-ranae. Amer. J. Bot. 51, 318-324.
- FOSTER (A.S.), 1966 - Morphology of anastomoses in the dichotomous venation of Circeaster. Amer. J. Bot., 53, 588-599.
- FOSTER (A.S.), et GIFFORD (E.M. Jr), 1959 - Comparative morphology of vascular plants. W. H. Freeman and Co, San Francisco.
- GLÜCK (H.), 1924 - Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser-und Sumpfgewächse, 4, 295, Jena.
- GOEBEL (K.), 1928 - Organographie der Pflanzen. I - Allgemeine Organographie. G. Fischer, Jena.
- GREGUSS (P.), 1961 - Ramification of Sigillaria and Lepidodendron and the telome theory. Phytomorphology, 11, 243-248.
- GREGUSS (P.), 1961 - Dichotomous branching of monocotyledonous Trees. Phytomorphology, 18, 515-520.
- HALLÉ (F.), et OLDEMAN (R.A.A.), 1970 - Coll. de Monographies de Botanique et de Biologie végétale, Masson et Cie, Paris.
- LAM (H.-J.), 1952 - L'évolution des plantes vasculaires. L'année biologique, 3<sup>e</sup> série, 28, C 57 - C 88.
- LOISFAU (J.-E) et NOUGAREDE (A.), 1963 - Comportement de l'apex des rosettes flottantes et processus de ramification chez Hydrocharis morsus-ranae L. (Hydrocharidacées). C.R. Acad. Sc. Paris, 256, 3340-3343.

- NOLAN (J.R.), 1969 - Bifurcation of the stem apex in Asclepias syriaca. Amer. J. Bot., 56, 603-609.
- ROYER (C.), 1881-1883 - Flore de la Côte d'Or. Paris.
- SACHS (J.), 1872 - Lehrbuch der Botanik. 3<sup>o</sup> éd., trad. fr. par Van Tieghem, Paris.
- SAINT-HILAIRE (A. de), 1841 - Leçons de Botanique. Paris.
- SCHOUTE (J.C.), 1909 - Ueber die Verästlung bei monokotylen Bäumen. II - Die Verästlung von Hyphaene. Rec. Trav. Bot. Néerl., 6, 211-232.
- SOLMS-LAUBACH (H.G.), 1884 - Der Aufbau des Stocken von Psilotum triquetrum und dessen Entwicklung aus der Brutknospe. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 4, 139-194.
- TROLL (W.), 1937 - Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, 1 - 1. Berlin.
- VELENOVSKY (J.), 1913 - Vergleichende Morphologie der Pflanzen. 4, 114, Prag.
- ZIMMERMANN (W.), 1930 - Die Phylogenie der Pflanzen : ein Ueberblick über Tatsachen und Probleme. Jena.

XXXXX



## PLANCHE V

Fig. 44 à 46 - Evolution du méristème terminal caulinaire chez l'*Asclepias syriaca* (d'après Nolan, 1969) : après formation d'un couple de feuilles dont l'une, L, est visible sur la coupe (44), l'apex se partage en deux nouveaux méristèmes, l'un, S, répétant le même développement que le méristème terminal et l'autre, P, constituant le pédoncule d'inflorescence (45) ; ce méristème d'inflorescence élabore (46) une bractée, B, puis montre une première bifurcation à l'origine d'un premier pédicelle, I, axillaire de B.

Fig. 47, 48 - Dichotomie dans un apex de tige de *Selaginella kraussiana* (d'après Buvat, 1955) : au-dessus des dernières feuilles, f, l'apex présente un massif de cellules apicales axiales, a ; les deux méristèmes-fils, a1 et a2, naissent des flancs de l'ancien méristème à partir de cellules situées latéralement en même temps que prolifèrent les anciennes apicales axiales.

Fig. 49, 50 - Schémas de la croissance en longueur et de la ramification chez deux Algues (d'après Bugnon, 1968) : chez le *Dictyota dichotoma* (49), la flèche dédoublée deux fois indique le flux général de croissance en longueur à partir de l'apicale et les traits transversaux les niveaux de l'incident amenant au doublement de cette apicale ; chez le *Sphacelaria plumula* (50), même flux de croissance en longueur à partir d'une cellule apicale, mais la ramification, ici latérale, provient de la création d'un flux de croissance transverse à partir de divisions de parenchymatisation (croix).

Fig. 51, 52 - *Arauja sericifera* : croissance du méristème terminal en phase végétative.

(Comme pour toutes les figures représentant un méristème terminal qui vont suivre, celui-ci est d'abord présenté par un dessin de la coupe à un faible grossissement, ici 51a, où sont indiqués les divers états cytologiques - le pointillé est d'autant plus dense que le caractère méristématique est plus accentué ; d'autre part, à côté d'un dessin à un fort grossissement du méristème est placée la photo de la coupe, à la même échelle et avec le même numéro de figure, ici 51b).

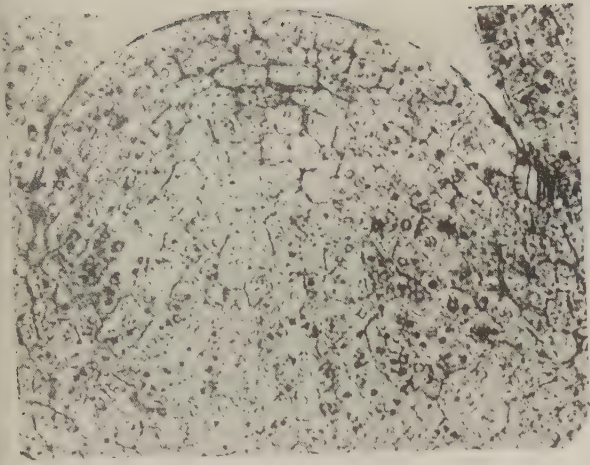
Au-dessus du dernier niveau nodal, nn, en différenciation (51), le méristème est constitué d'une tunica, T, et d'un corpus amygdaloïde, C ; à l'aisselle d'une Fn, il est figuré un massif de cellules en dédifférenciation qui constituera un bourgeon axillaire, bg.

Le modèle de croissance de ce méristème (52) peut se schématiser avec six lignes de croissance parallèles à la surface, correspondant aux portions périphériques de la tunica et une direction générale de croissance dans le corpus, à dominante axiale surtout dans la zone la plus profonde.

Fig. 53, 54 - *Arauja sericifera* : initiation foliaire.

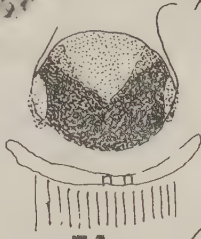
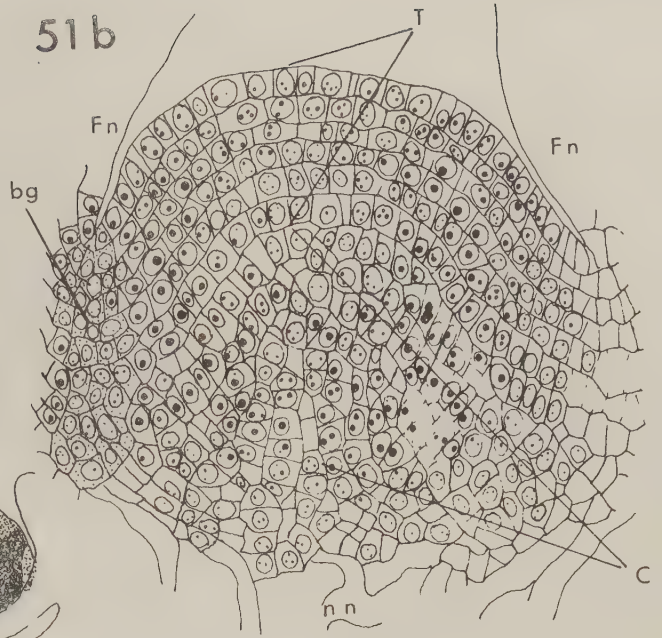
La coupe (53) passe par le plan médian des Fn + 1 en initiation : les divisions périclines qui ont atteint la troisième assise tunicale amène à la formation de petites files cellulaires obliques dans le soubassement des Fn + 1.

Sur le modèle de croissance du méristème (54), l'initiation apparaît comme la création d'un flux de croissance transverse ; le bord supérieur du primordium est situé à une distance d de l'axe du méristème terminal correspondant, sur la figure 53, à une dizaine de cellules.

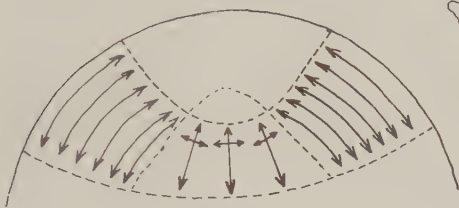


20  $\mu$

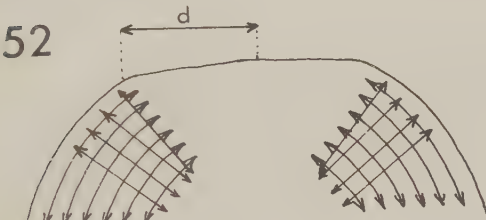
51b



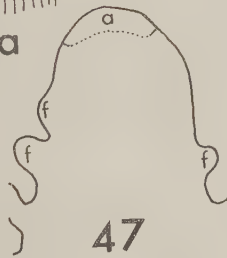
51a



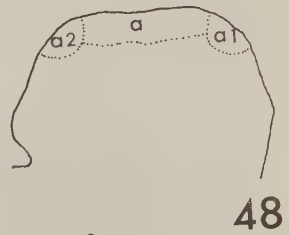
52



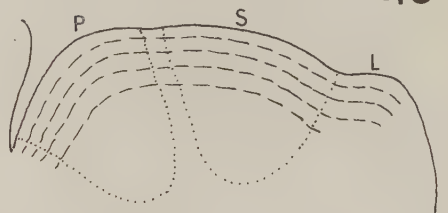
54



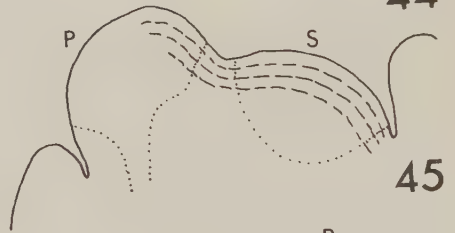
47



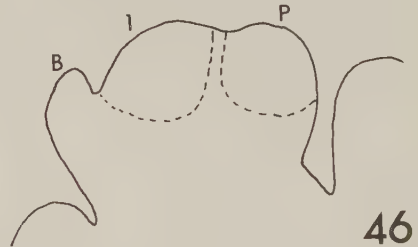
48



44



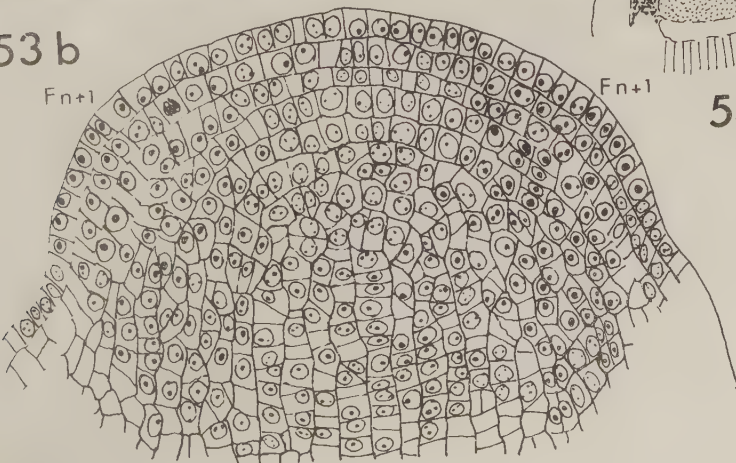
45



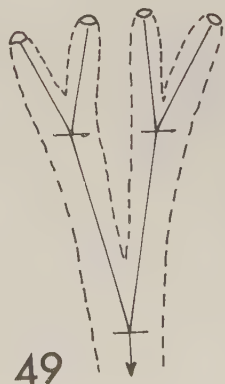
46



53b



53a



49



50

## PLANCHE VI

Fig. 55 à 59 - Arauja sericifera : formation du bourgeon axillaire d'une feuille végétative et modèle de croissance correspondant.

(Dans ce cas particulier, les états méristématiques sont indiqués directement sur les dessins à fort grossissement).

La dédifférenciation, amorcée au stade de la figure 51 (voir Pl. V), se poursuit ; le massif gemmaire (55) placé entre la feuille, F, et le méristème principal, N, est limité à sa base par les cellules en différenciation du niveau nodal de cette feuille, avec en particulier des laticifères, L ; il est constitué d'assises tunicales, T, prolongeant celles du méristème terminal et de quelques cellules latérales, C, du corpus de ce méristème. Le méristème gemmaire, peu activé, montre cependant dans le corpus (56) une activité mitotique à dominante péricline, mp, alors que des cloisonnements anticlines sur sa face adaxiale commencent à mettre en place des éléments de la shell-zone, sz. Au stade suivant (57), alors que la shell-zone est constituée, il apparaît une hétérogénéité cytologique à cause d'une portion fortement méristématique correspondant au corpus. Cette activation atteint ensuite les assises tunicales (58) avec, à partir de ce stade, une forte activité de recloisonnement anticline dans ces assises et le corpus supérieur, Cs, plus méristématiques que le corpus profond, Cp, où les divisions sont devenues nettement périclines.

La figure 59 représente le modèle de croissance de la zone axillaire au moment de la formation du bourgeon, avec plusieurs lignes de croissance parallèles à la surface correspondant là encore aux assises tunicales et flux de croissance en direction subverticale.

Fig. 60 - Arauja sericifera : initiation de l'inflorescence.

Cette initiation est suivie sur des coupes longitudinales passant par les secteurs inflorescentiels de la pousse (voir par exemple le diagramme de la figure 30, PL. III, premier chapitre).

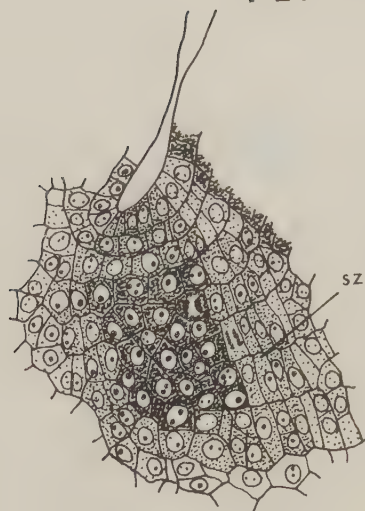
Au stade de la figure 60, le méristème est en repos d'initiation dans le plan de la coupe ; après formation des organes du niveau mixte n dont l'inflorescence, In, est visible sur la figure 60a, séparée du méristème terminal par une shell-zone, sz, celui-ci est homogène euméristématique.



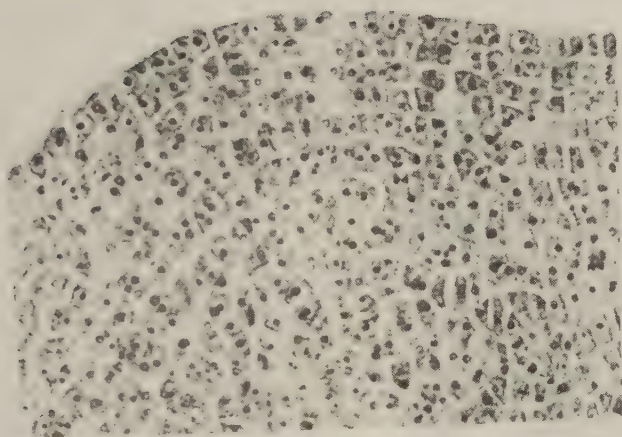
55



56

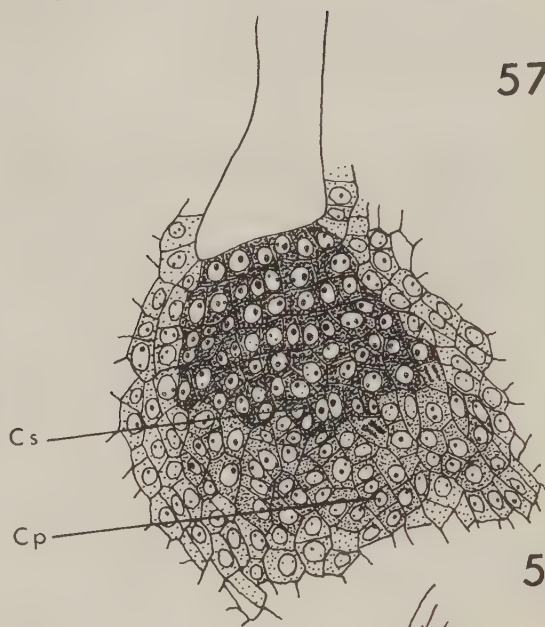


57

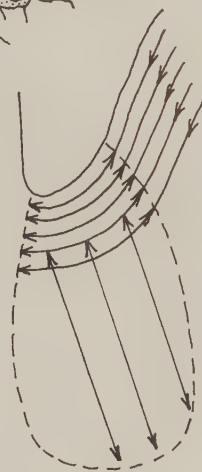


60b

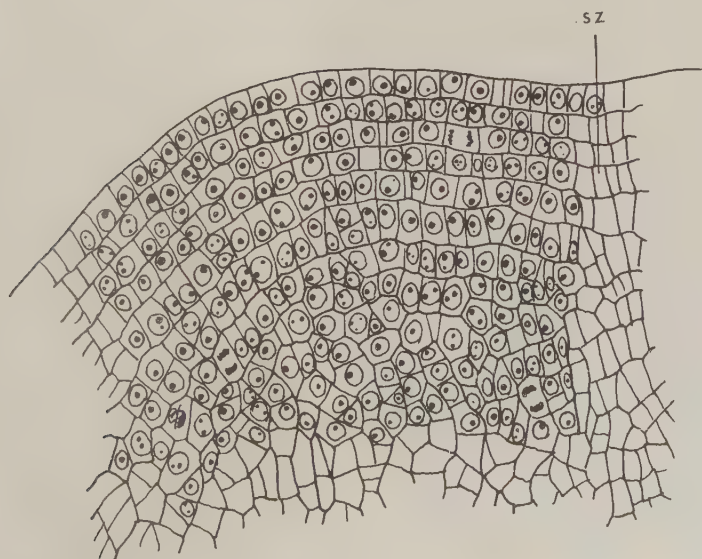
20 μ



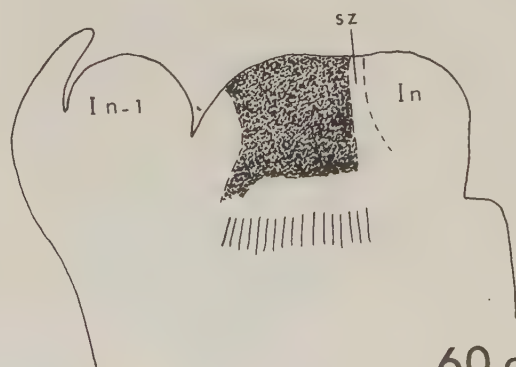
58



59



60b



60a

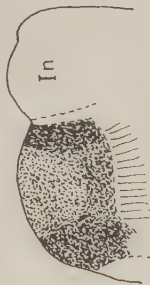
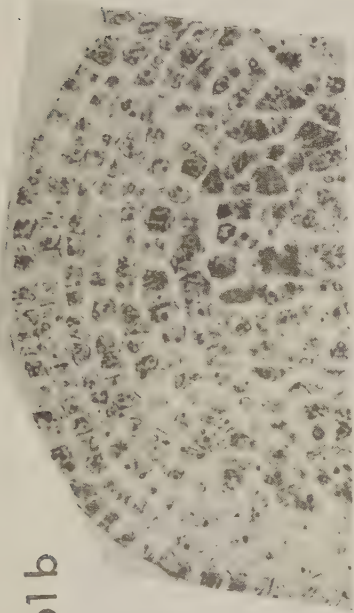
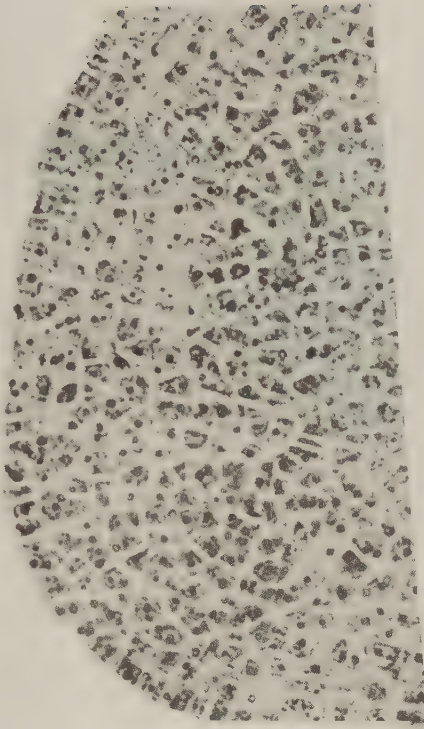
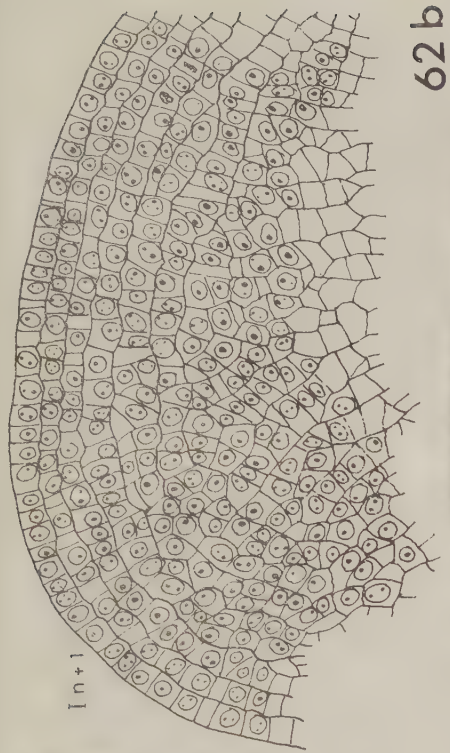
Fig. 61 à 64 - Arauja sericifera : initiation de l'inflorescence (suite et fin) et modèle de croissance correspondant.

Au moment de l'initiation des  $F_n + 1$  dans un plan oblique par rapport à celui des coupes, le méristème (61) montre une activité plus importante suivant une zone cupulaire ; les premiers signes d'une initiation apparaissent dans le méristème périphérique sur son flanc gauche sous forme de quelques mitoses périclinales profondes, mp, dans la zone de contact entre tunica et corpus.

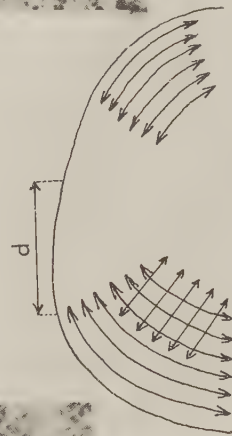
Alors que la zone apicale axiale devient un peu moins méristématique (62), l'activité d'initiation se poursuit : la vague de divisions périclinales atteint la quatrième assise tunicale, alors que les trois assises superficielles subissent des divisions anticlines ; entre le bord supérieur de l'initium d'inflorescence,  $I_n + 1$ , et l'axe du méristème se placent neuf cellules.

Au début de la surrection du primordium d'inflorescence (63), quelques cellules du méristème axial forment une shell-zone, sz ; on constate alors une reprise d'activité dans la zone profonde du secteur périphérique opposé à celui de l'initiation précédente : ce rétablissement de la croissance, d'abord localisé, va se généraliser à tout le méristème résiduel amenant au stade de la figure 60 (PL. VI).

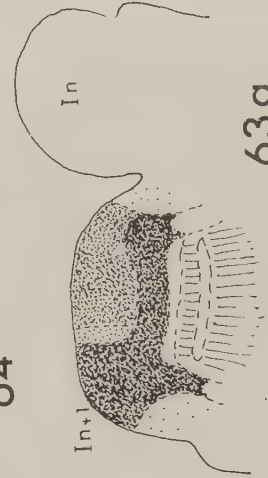
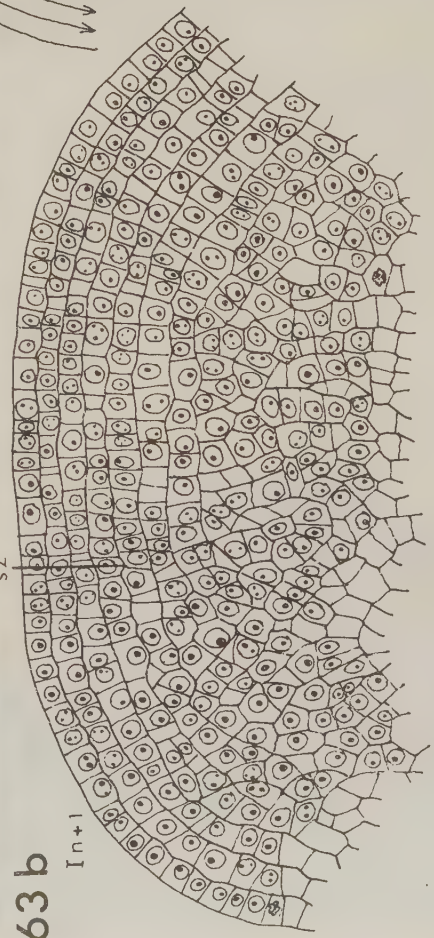
D'après le modèle de croissance (64), l'initiation inflorescentielle diffère peu d'une initiation foliaire avec même flux de croissance transverse, même distance, d, à l'axe ; la hauteur d'implantation du primordium est cependant plus importante pour l'inflorescence.



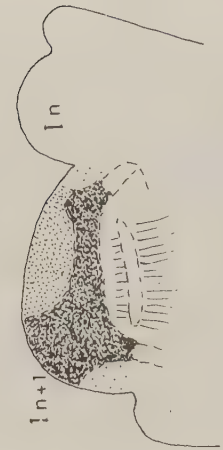
61a



64



63a



62a

20  $\mu$

mp

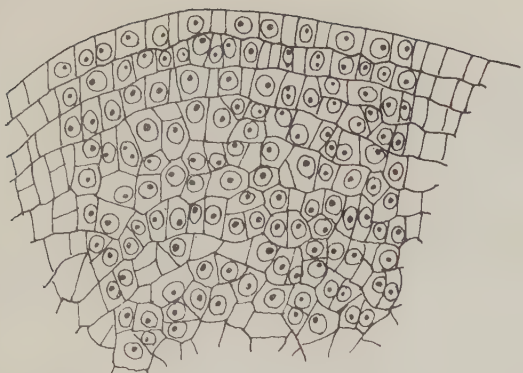
## PLANCHE VIII

---

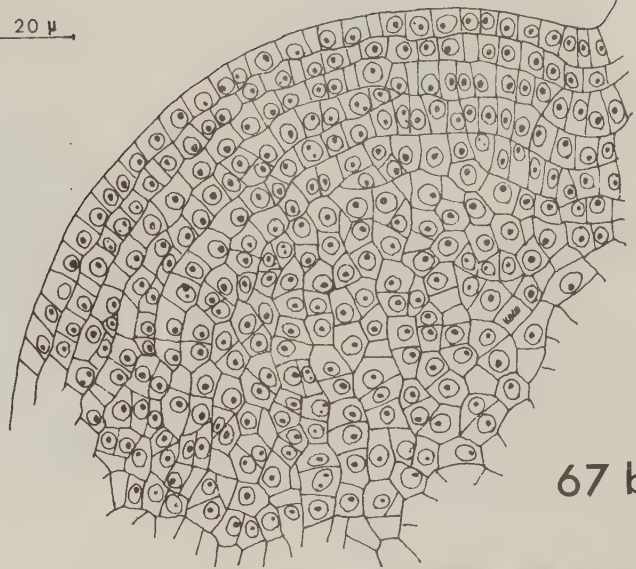
Fig. 65 à 67 - *Gomphocarpus fruticosus* : initiation de l'inflorescence (étudiée sur des coupes longitudinales passant par les secteurs inflorescentiels).

Après l'initiation des organes du niveau  $n$ , dont l'inflorescence  $ln$  (65), le méristème résiduel est homogène euméristématique ; au cours de la phase de croissance (66, 67), avec initiation des  $F_n + 1$  dans un plan oblique par rapport à celui des coupes, il conserve le même aspect cytologique ; l'axe d'élongation du méristème (trait discontinu sur les figures 66a et 67a) est oblique par rapport à l'axe général du bourgeon.

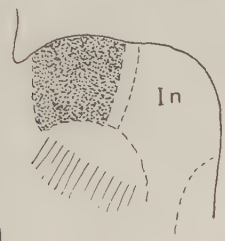
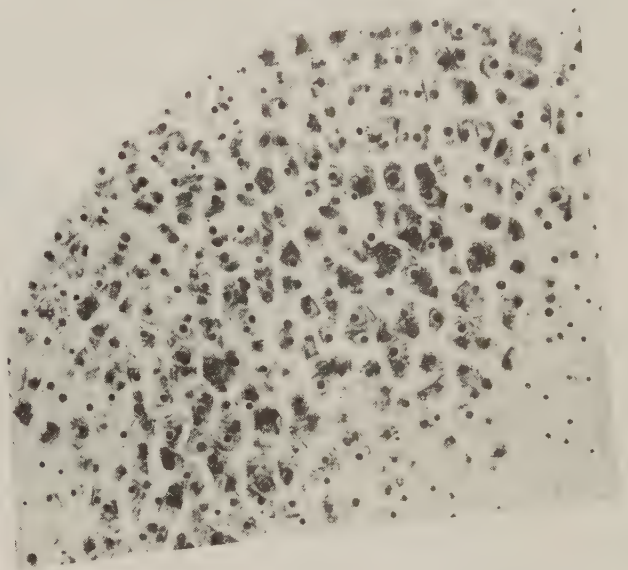
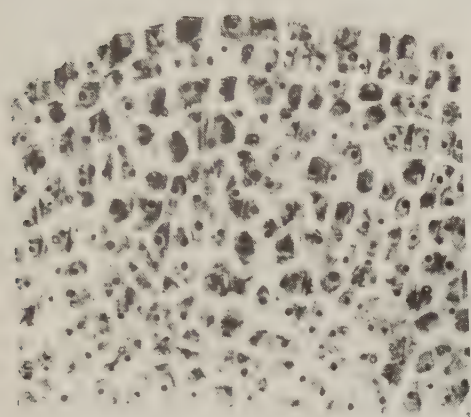
20  $\mu$



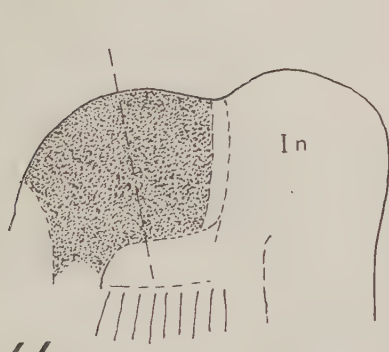
65 b



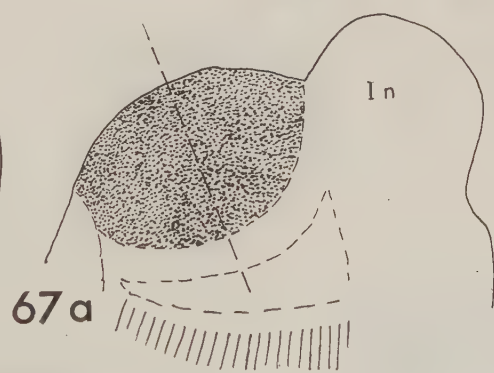
67 b



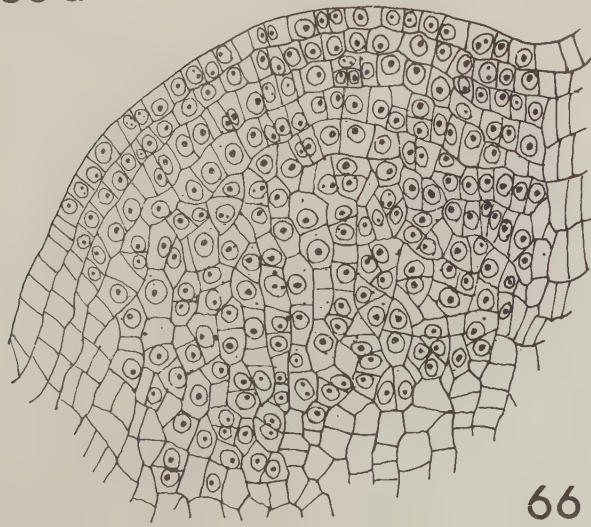
65 a



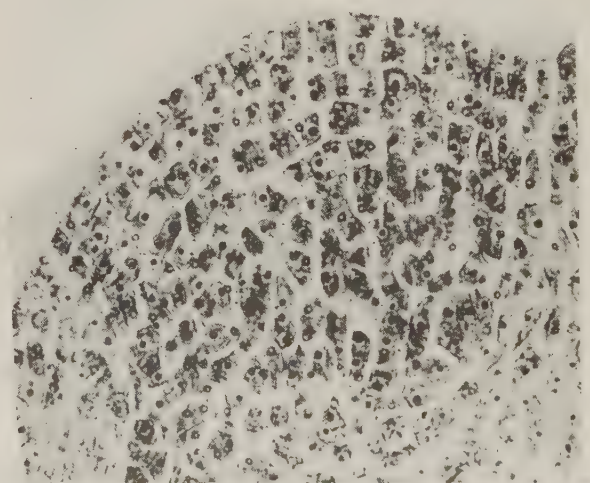
66 a



67 a



66 b



## PLANCHE IX

Fig. 69 - Gomphocarpus fruticosus : initiation de l'inflorescence (suite et fin).

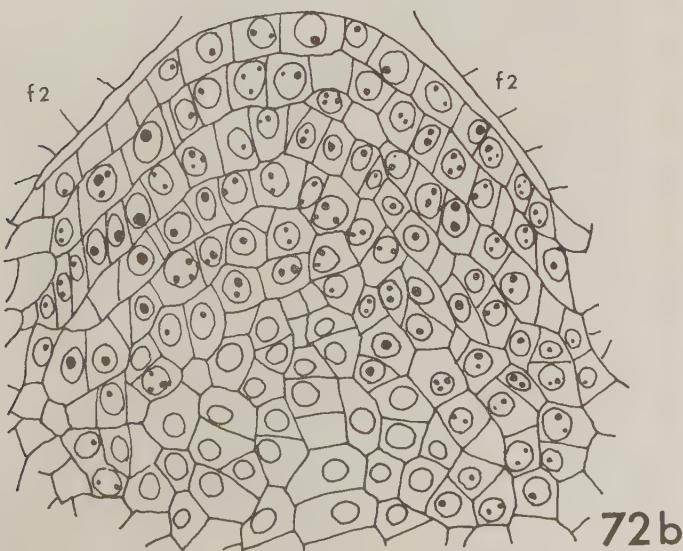
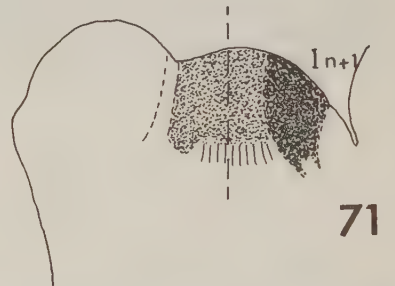
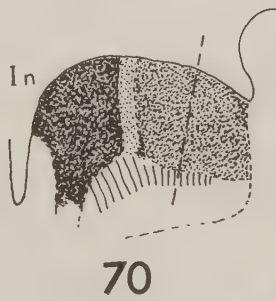
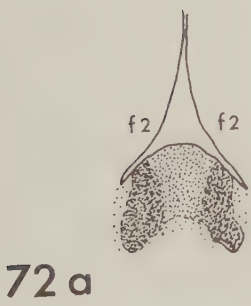
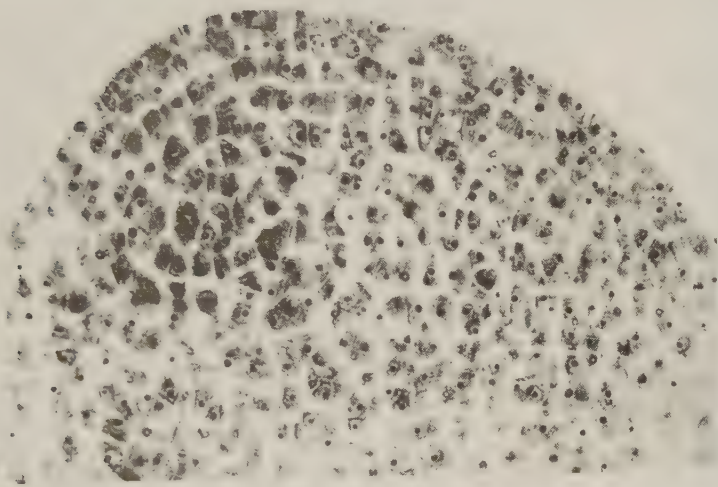
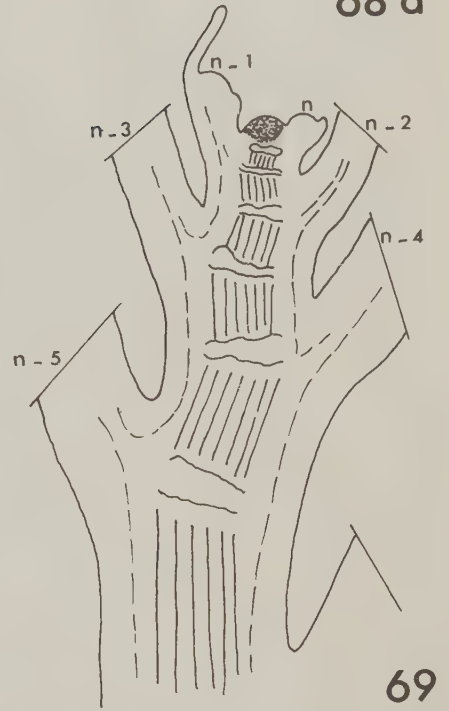
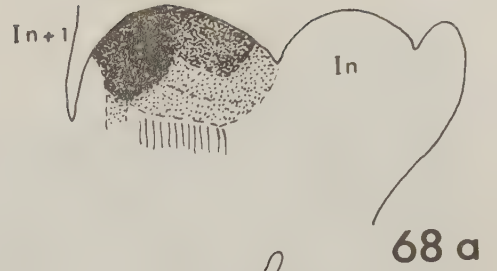
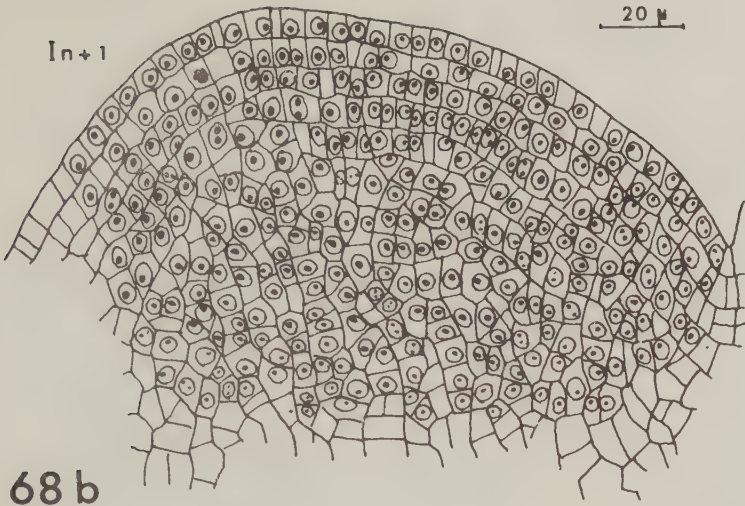
Une vague de mitoses périclinales, ayant pris naissance dans la profondeur du méristème périphérique a atteint la troisième assise tunicale ; dès ce stade, l'inflorescence  $In + 1$  présente un méristème structuré avec une tunica et un corpus dans lequel les divisions sont essentiellement périclinales.

Fig. 69 - Coupe longitudinale dans un bourgeon fertile du Gomphocarpus fruticosus passant par les deux secteurs inflorescentiels, avec les inflorescences  $n$ ,  $n - 1$ ,  $n - 2$  etc.; l'alignement des files cellulaires représenté dans les entre-nœuds souligne la forme en ligne brisée de l'axe principal.

Fig. 70, 71 - Coupes longitudinales par les secteurs fertiles dans deux bourgeons de l'Asclepias curassavica : la croissance en hauteur du méristème résiduel se fait d'abord suivant un axe oblique (70), puis redevient verticale au moment de l'initiation de l'inflorescence  $In + 1$  (71).

Fig. 72 - Carissa macrocarpa : évolution du méristème terminal en méristème d'épine.

Le méristème, après avoir formé ses dernières feuilles végétatives,  $f2$ , prend une forme cônique et l'activité se localise suivant un manchon superficiel.



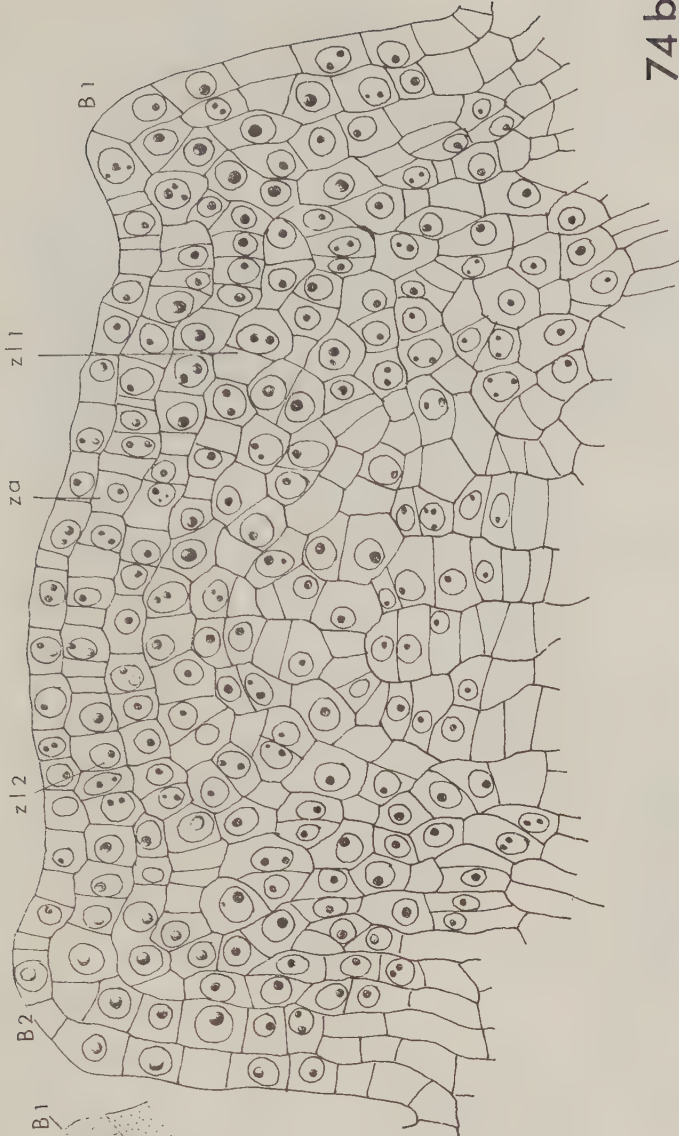
## PLANCHE X

---

Fig. 73, 74 - Carissa macrocarpa : évolution du méristème terminal en méristème d'épine (suite).

Les deux coupes longitudinales passent par le plan médian des préfeuilles, fl. Le méristème (73) poursuit la transformation amorcée au stade de la figure 72 (PL. IX) ; les deux bractées asynchrones, B1 et B2, sont en initiation.

Après initiation de ces bractées, le méristème s'élargit dans le plan de celles-ci (74) ; en position axillaire de B1 apparaît un foyer fortement méristématique à l'origine d'une première zone latérale, z11, alors qu'à l'aisselle de B2, la future zone latérale z12 est encore en élargissement ; entre ces deux zones latérales, quelques cellules du méristème en zone axiale, za, sont moins actives.



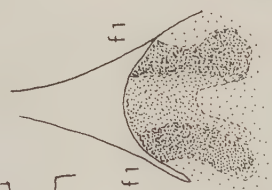
74b



73a



74a



73b



20 μ

## PLANCHE XI

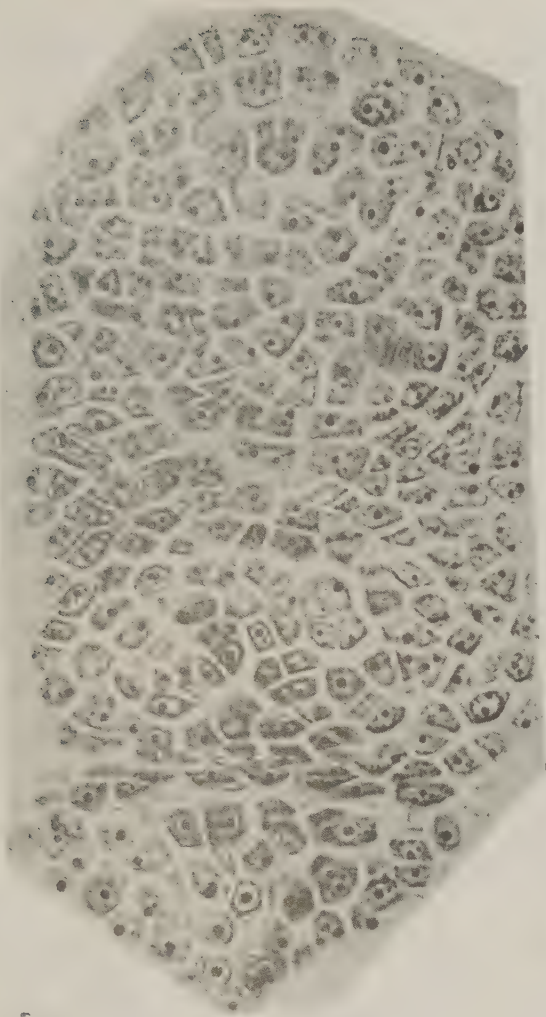
---

Fig. 75, 76 - *Carissa macrocarpa* : évolution du méristème terminal en méristème d'épine (suite).

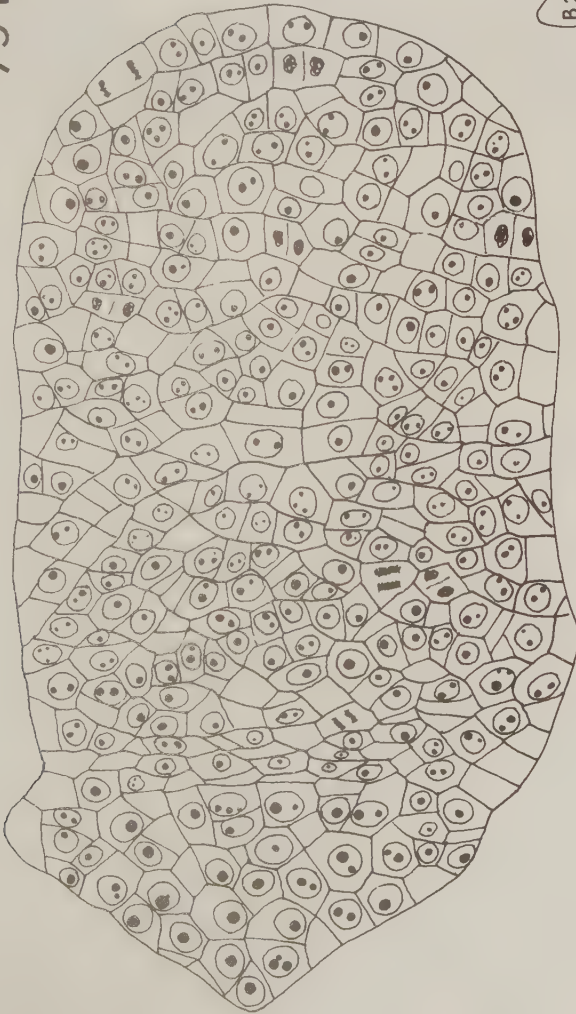
La figure 75 correspond à trois coupes transversales (75a, b, c,) dans un bourgeon à un stade plus avancé que celui de la figure 74 (PL. X), séparées par des intervalles de 10  $\mu$  et c'est la coupe 75b qui est représentée à un plus fort grossissement en 75b' : les deux bractées, B1 et B2, évoluent en primordiums ; les deux zones latérales axillaires sont très développées, l'une, z11, plus que l'autre, z12 ; la zone axiale résiduelle, za, réduite à quelques cellules en largeur, commence à se différencier.

De part et d'autre de cette zone axiale, les deux zones latérales évoluent en volumineux foyers gemmaires (76).

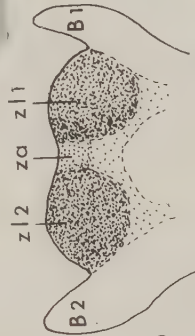
75 b'



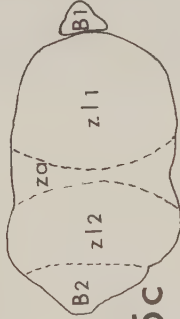
20  $\mu$



76a



75c



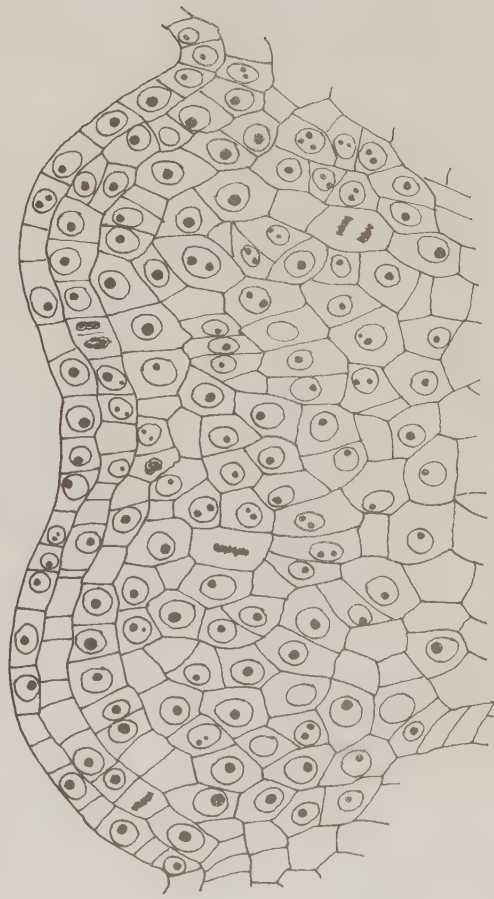
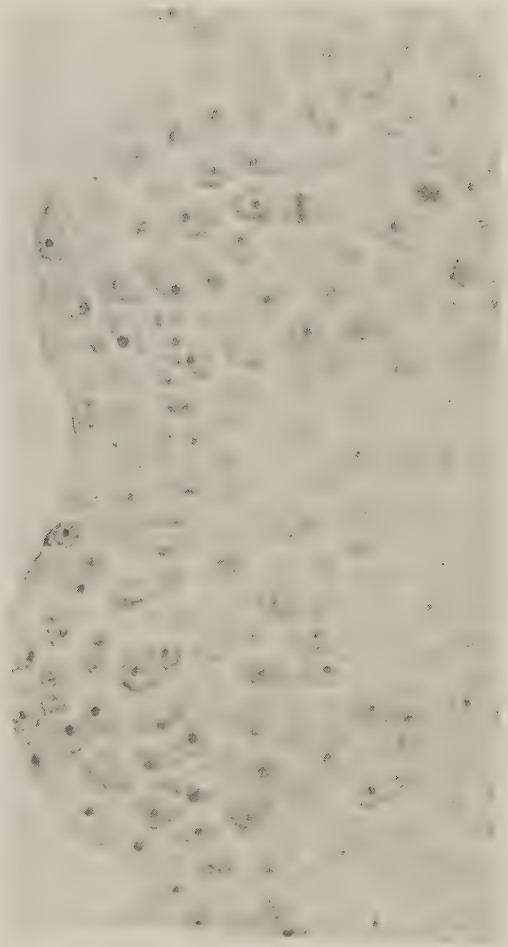
75b



75a



76b



## PLANCHE XII

---

Fig. 77,78 - *Carissa macrocarpa* : évolution du méristème terminal en méristème d'épine (suite et fin).

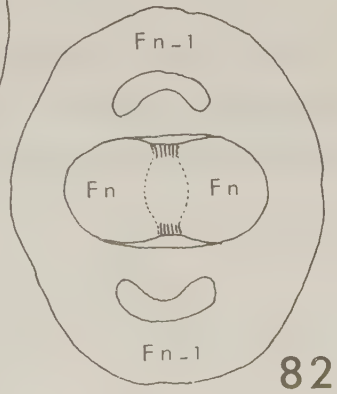
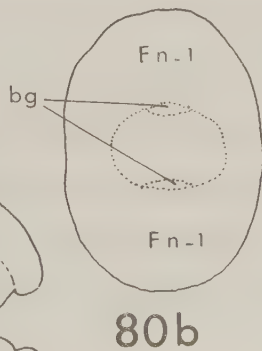
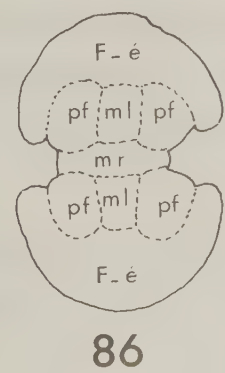
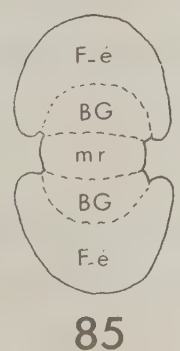
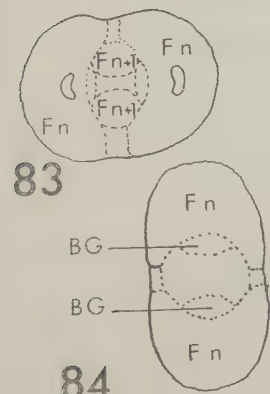
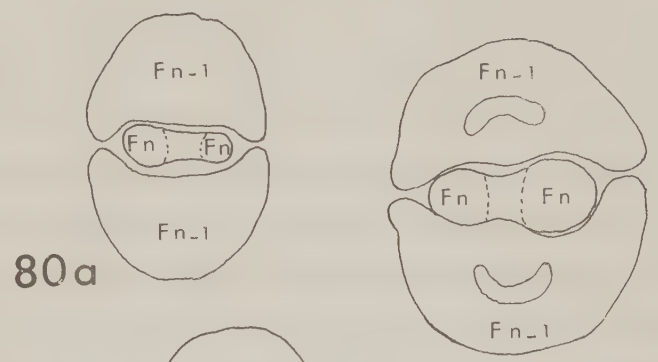
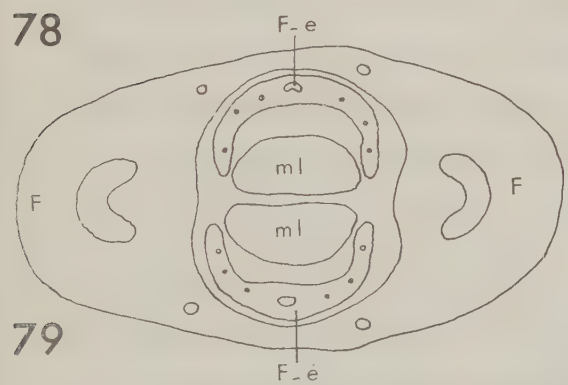
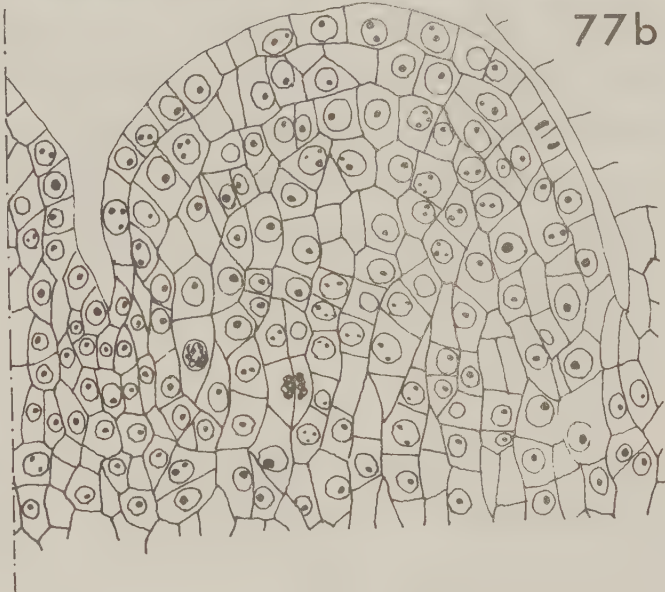
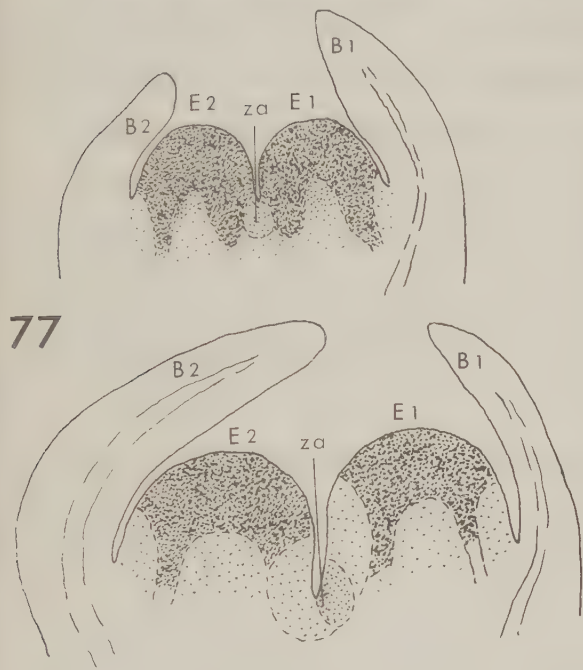
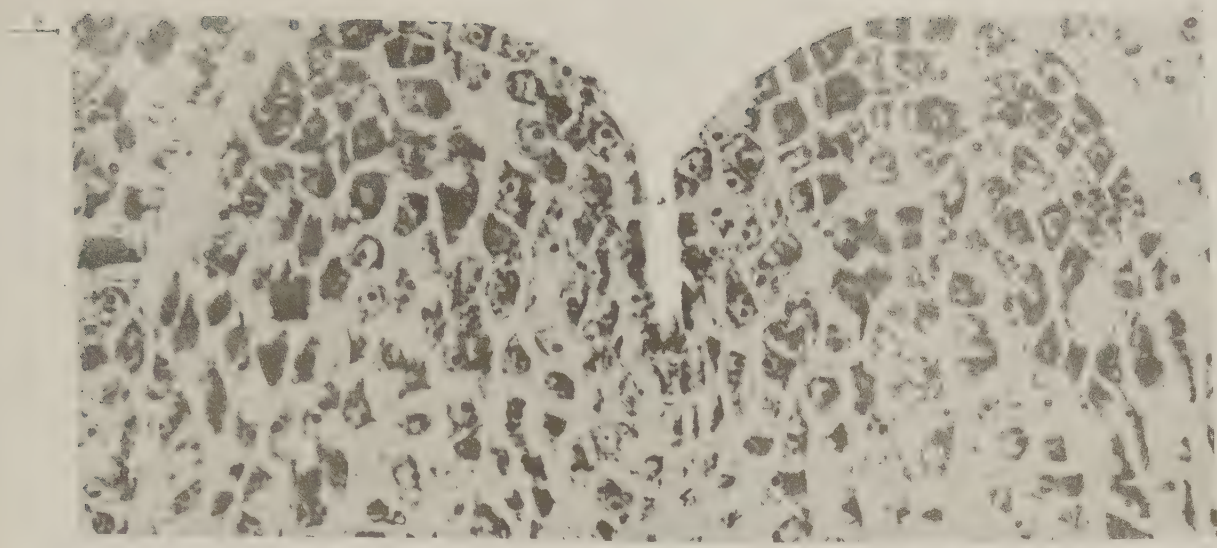
Chacun des deux foyers gemmaires constitue un méristème d'épine, E1 et E2, pour lequel l'activité mitotique est localisée suivant un manchon superficiel ; la zone axiale résiduelle, en voie de différenciation reste médiane (77) ou bien se trouve entraînée dans la base de la branche la plus développée (78).

Fig. 79 à 86 - Coupes transversales dans un bourgeon terminal de *Tabernaemontana dichotoma*.

Après qu'il ait produit un certain nombre de feuilles végétatives F (79), le méristème terminal construit une paire de feuilles-écailles, F - é, et deux méristèmes latéraux, ml, axillaires de ces feuilles et remplaçant le méristème terminal.

C'est au moment de la surrection des Fn (80a et 80 b, séparées par un intervalle de  $30\ \mu$ ) que sont formés les bourgeons, bg, axillaires des Fn - 1 ; le méristème résiduel est alors très réduit, les primordiums foliaires subissent un accroissement important (81 et 82) et dans le même temps, les espaces interfoliaires (hachures) s'élargissent pour former un soubassement à des crêtes interfoliaires ; dans le méristème élargi, apparaissent deux foyers d'initiation (83) correspondant aux Fn + 1.

Les primordiums des feuilles-écailles (Fn, 84) sont, à ce stade, de même taille que les primordiums foliaires précédents ; cependant, immédiatement après l'initiation de ces Fn, le méristème terminal s'accroît, notamment dans le plan de ces feuilles, pour former deux bourgeons, BG, légèrement anticipés ; dans la suite de l'évolution, les feuilles n se reconnaissent comme des feuilles-écailles, F - é, les méristèmes latéraux, ml, deviennent volumineux et forment leurs préfeuilles, pf, et le méristème résiduel, mr, se différencie.



## CHAPITRE III

### LA NOTION DE RAMEAU OCCUPANT UN SITE FOLIAIRE, CHEZ LES ANGIOSPERMES

Ayant montré dans la première partie de cette étude qu'il existe certainement des Asclépiadacées à système de pousses monopodial, en plus d'autres espèces à pousses sympodiales, nous constatons que parmi les premières il en est dont les inflorescences, nées d'une ramification latérale et non pas d'une dichotomie, occupent une situation en apparence singulière, extra-axillaire. Il convient donc maintenant de chercher à préciser la valeur de ces inflorescences, pour pouvoir ultérieurement fournir une interprétation d'ensemble du fonctionnement méristématique organogène chez de telles espèces.

Un premier problème à résoudre, qui fait l'objet de cette troisième partie, est d'attribuer une signification précise aux inflorescences extra-axillaires (Oxypetalum, Arauja, Gomphocarpus, etc.) par rapport aux feuilles végétatives élaborées presque simultanément par le même méristème caulinaire terminal. Nous avons en effet constaté précédemment que ces inflorescences naissent très tôt, au sein du méristème terminal, comme les feuilles (voir p. 44). Or, en tenant compte de l'idée couramment répandue qu'un méristème de tige a comme fonction organogène fondamentale la production de feuilles, on pourra se demander si, dans le cas présent, la formation de l'inflorescence provient d'une évolution particulière d'un territoire initial qui avait primitivement une destinée foliaire, ou bien si elle résulte d'une activité organogène nouvelle de la part du méristème, distincte de l'activité phyllogène ; dans le premier cas, le méristème caulinaire construirait uniquement des sites foliaires et ceux-ci seraient engagés soit définitivement dans la voie foliaire, soit, de façon inhabituelle dans la voie gemmaire ; dans le second cas, le méristème élaborerait dans sa portion périphérique des sites foliaires et des sites gemmaires.

La question a été tranchée récemment en faveur de la première hypothèse

par des auteurs comme Cutter (1957, 1958, 1961, 1966) et Raju (1969) : les rameaux végétatifs des Nymphaea, les bourgeons floraux des Nuphar et Nymphaea, les pédoncules florifères des Pinguicula, notamment, occuperaient des sites foliaires et représenteraient par voie de conséquence des organes extra-axillaires vrais. D'autres faits morphologiques notés chez des Ptéridophytes, un certain nombre de travaux expérimentaux portant surtout sur des Ptéridophytes, mais aussi sur quelques Angiospermes viendraient en faveur de cette conception qui, si elle est exacte, apporterait de nouveaux éléments à l'appui de la théorie du télome : dans une certaine mesure, la formation d'axes sur des sites foliaires constitue une manifestation d'un certain atavisme, rappelant l'origine axile, télomique des feuilles chez les végétaux supérieurs.

Telle est l'idée générale que nous voudrions discuter maintenant. Pour cela, nous préciserons en premier lieu les données bibliographiques ; nous exprimerons ensuite notre propre point de vue, après l'étude personnelle de quelques cas intéressants choisis dans le groupe de familles des Apocynacées et Asclépiadacées.

## I. APERCU HISTORIQUE

### A - LES ANALYSES LES PLUS RECENTES CONCERNENT DES ANGIOSPERMES.

1. L'œuvre de Cutter, pour le cas des Angiospermes, est centrée sur l'étude de diverses Nymphéacées. La disposition relative des feuilles, bourgeons et fleurs sur le rhizome de nénuphars peut être facilement analysée, soit par des dissections ou coupes sériées de points végétatifs terminaux, soit par le seul examen de la surface des rhizomes développés. On constate que les feuilles, alternes, en contact étroit les unes avec les autres par absence de croissance intercalaire, sont totalement démunies de bourgeons axillaires et que les bourgeons végétatifs et pédoncules floraux s'intercalent dans le système des parastiques de contact chez le Nymphaea alba, de même que les pédoncules floraux chez le Nuphar luteum (les bourgeons végétatifs, très peu nombreux, sont ici en fait axillaires). Chez les Victoria regia et Euryale ferox, la disposition gemmaire végétative et reproductrice serait identique à celle notée chez Nymphaea avec cependant une alternance plus régulière de feuilles et de fleurs le long des parastiques.

La base essentielle de l'argumentation de Cutter, dans sa partie qui corres-

-pond à l'étude directe des espèces précédentes, repose sur l'apparence extra-axillaire des bourgeons ou pédoncules floraux et sur l'insertion des organes gemmaires le long des hélices foliaires, en un site qui aurait dû être occupé par une feuille.

Admettant donc qu'un initium foliaire peut éventuellement évoluer en bourgeon, Cutter (1958) a tenté d'en apporter la démonstration expérimentale ; par une incision profonde pratiquée entre le territoire d'initiation  $I_1$  ou le primordium  $P_1$  et l'apex, elle isole ces territoires organogènes ; mais ceux-ci donnent régulièrement naissance à une feuille dorsiventrale, parfois à une feuille munie d'un bourgeon axillaire ; le centre de croissance serait donc déterminé très tôt chez ces espèces dans le sens foliaire, ce qui rendrait très malaisé la modification expérimentale de ce devenir.

On rapprochera cet essai des travaux de Sussex (1951, 1954, 1955) sur Solanum tuberosum, espèce pour laquelle l'isolement relatif d'un initium  $I_1$  permet tout au plus l'évolution de ce dernier en un appendice à structure radiaire, alors que la même opération reste sans influence sur le comportement du primordium  $P_1$  ; puis des recherches de Pellegrini (1961) sur Phaseolus, où l'isolement de l'initium  $I_1$  avec élimination du reste du méristème terminal a eu pour conséquence dans quelques cas le développement de l'initium en pousse, le même traitement appliqué à  $P_1$  reste sans effet.

Ajoutons cependant qu'à l'encontre de l'opinion de Cutter, Chassat (1962), en étudiant la constitution des bourgeons et pédoncules floraux chez des Nymphéacées, a refusé leur assimilation à un produit d'évolution particulière d'un site foliaire ; pour cet auteur, les bourgeons sont, suivant les cas, des formations issues de territoires nodaux complets (feuille + bourgeon) : bourgeon végétatif des Nymphaea, pédoncule floral de Nuphar luteum, soit de territoire nodaux réduits à leur bourgeon, sans formation de feuilles axillantes : pédoncule floral des Nymphaea. La différence d'interprétation est considérable sur le plan des concepts de morphologie générale impliqués dans ce problème.

Cutter (1966) s'est également intéressée au cas du Pistia stratiotes. Ici, les pousses fertiles auraient un méristème élaborant une série de bourgeons végétatifs et une série de pédoncules floraux suivant deux spirales homodromes, en plus des feuilles végétatives disposées sur une troisième spirale. Les pédoncules floraux seraient construits comme chez les Victoria et Euryale et seraient, en position, associés aux

feuilles, près de leur bord anodique. Mais, de l'avis même de Cutter, cette organisation doit être étudiée avec plus de précision avant d'avoir la certitude qu'il s'agit bien d'un cas analogue à celui des Nymphéacées.

2. Le travail de Raju (1969) sur le Pinguicula vulgaris apporte une nouvelle interprétation de la pousse fertile en terme de rameau occupant un site foliaire. La rosette de la plante se maintiendrait d'une année à l'autre suivant un type de fonctionnement monopodial, avec formation pendant la belle saison d'une série de feuilles démunies de bourgeons axillaires (il se formerait seulement des bourgeons adventifs, du type bulbille, en position axillaire des feuilles les plus âgées) ; à la fin de la période d'organogenèse active, les deux derniers primordiums foliaires évolueraient en pédoncules fertiles, le premier formé en pédoncule floral simple, le second en pédoncule éventuellement ramifié, tous deux sans bractée axillante. Le méristème terminal résiduel reprendrait son activité phyllogène à la période de végétation suivante, toujours avec la même disposition phyllotaxique.

Pour Raju, les preuves essentielles de l'interprétation proposée, avec identité originelle d'un primordium foliaire et d'un primordium de pédoncule floral seraient : l'insertion de ces pédoncules dans une suite phyllotaxique continue, aux lieu et place d'une feuille ; l'organisation dorsiventrale de la base du pédoncule et la différenciation initiale d'un seul cordon conducteur, médian, comme pour une feuille ; enfin, la transformation accidentelle d'un pédoncule floral en un organe plus ou moins foliacé.

## B - DE NOMBREUX FAITS SEMBLABLES, SPONTANES OU PROVOQUES, ONT ETE OBSERVES CHEZ LES PTERIDOPHYTES.

1. Des faits spontanés : c'est tout particulièrement le cas pour les bulbilles de certains Lycopodium (L. chinense, L. serratum, L. selago) bien qu'il y ait eu beaucoup de discussions à leur sujet. Takeuchi (1962) a opté pour l'assimilation des bulbilles à des produits d'une évolution spéciale de sites foliaires. Les arguments invoqués sont l'absence de feuille axillante, l'insertion fréquente des bulbilles dans le système phyllotaxique, à l'emplacement présumé d'une feuille, ainsi que la similitude morphologique des deux sortes d'organes au moment de leur initiation et de leur transformation en primordium ; des différences existeraient entre les espèces dans la vitesse de la détermination dans le sens gemmaire ou dans le sens foliaire. Cutter (1966) paraît se ranger à cette interprétation, de même que Nougarede et Loiseau (1963).

2. Des faits expérimentaux : leur but était de déclencher l'évolution d'un initium foliaire en organe autre qu'une feuille, à la suite des premières recherches de Wardlaw (1949) montrant que chez Dryopteris dilatata, un site présumé d'initiation foliaire isolé du centre de l'apex par une incision profonde peut évoluer en un bourgeon. Cutter (1954, 1956) a obtenu la même transformation à partir des trois premiers primordiums et non plus simplement du territoire initial, en modifiant légèrement le type d'incision, chez la même espèce. De ces travaux et d'une série de recherches ultérieures dont on trouvera le rappel dans les mises au point de Cutter (1965) et de Steeves (1966), l'école de Wardlaw a conclu que chez le Dryopteris dilatata, il existe un certain laps de temps pendant lequel un initium puis un primordium foliaire sont aptes à évoluer diversement, même si ceci ne se manifeste pas au cours de l'ontogenèse normale ; le moment où la fixation définitive du devenir appendiculaire se produit coïncide avec l'individualisation d'une cellule apicale distincte sur cet appendice.

D'autres recherches ont été effectuées sur l'Osmunda cinnamomea par Caponetti, Sussex et Steeves (1957, 1961, 1962, 1963), au moyen d'une technique de culture in vitro d'ébauches isolées : P<sub>1</sub> peut évoluer alors surtout en pousses, P<sub>10</sub> uniquement en feuilles, les primordiums intermédiaires P<sub>2</sub> à P<sub>9</sub> évoluant suivant les cas en l'un ou l'autre des deux types, avec développement en pousses d'autant plus fréquent que l'appendice est prélevé plus jeune.

3. Ainsi, conformément à ce qui a été annoncé au début de ce chapitre, il existe actuellement un fort courant de pensée en faveur de l'idée que des bourgeons peuvent apparaître en un site foliaire par évolution particulière d'un territoire initial à vocation primitivement foliaire. Historiquement, cette idée est née de l'étude de Ptéridophytes (Wardlaw, 1949) et les essais de transposition aux Angiospermes tant sur le plan des faits morphologiques que sur celui des faits expérimentaux ont été tentés sur la base de conclusions tirées de l'étude du Dryopteris dilatata. Il n'est pas sans intérêt de rappeler ce point d'histoire, de même qu'il n'est pas sans intérêt de constater dès maintenant le caractère assez singulier des principales espèces d'Angiospermes chez lesquelles la transposition a été faite : les Nymphaea, Nuphar, Pinguicula ont de grandes feuilles démunies de bourgeons, des pédoncules florifères apparemment démunies de feuille axillante, parfois même des méristèmes terminaux avec une assez grande distance entre les territoires d'initiation appendiculaire (Nuphar, Nymphaea) tous caractères qui ne sont pas sans rappeler les particularités des frondes et des bourgeons de Fougères.

## II - OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Les espèces du genre Rauwolfia se prêtent particulièrement bien à l'étude critique de la notion de rameau occupant un site foliaire. Nous étudierons essentiellement le cas du R. vomitoria et, comme terme de comparaison permettant une interprétation des structures observées, le cas du R. canescens.

### A - STRUCTURE DU MERISTEME TERMINAL, FORMATION DES FEUILLES ET DE LEUR BOURGEON CHEZ LE RAUWOLFIA VOMITORIA.

Examiné à la période d'aire minimale, le méristème terminal du R. vomitoria apparaît comme une masse volumineuse, subcirculaire et subplane en vue polaire, d'environ dix cellules sur un rayon (fig. 87) ; une section longitudinale axiale passant par un plan d'initiation foliaire récente (fig. 88) montre une tunica épaisse de six à sept couches cellulaires, et un corpus amygdaloïde limité vers le bas et l'extérieur par une cupule (= cambium-like zone = zone cambioïde) à croissance intercalaire longitudinale, qui appartient au cycle plastochronique précédent et dans laquelle a eu lieu l'initiation foliaire au niveau de la portion périphérique. A ce stade, chacun des territoires (tunica et corpus) peut être considéré comme homogène sans que l'activité de recloisonnement soit bien considérable, car, chez cette espèce, le plastochrone est long ; le corpus a des cellules euméristématiques dont les cloisonnements sont multidirectionnels dans sa masse centrale ; pour cette raison, la limite entre tunica et corpus est nette dans la zone axiale, malgré quelques divisions périclinales dans les tunicales profondes qui alimentent le corpus alors que dans les portions périphériques la limite entre les deux territoires est plus floue à cause d'une dominance des divisions anticlines dans cette région du corpus. La tunica est également euméristématique, légèrement plus active, avec cloisonnements multidirectionnels diffus dans un plan subhorizontal pour chaque assise : les cloisons récentes, distinctes par leur épaisseur et leur colorabilité moindres, sont dispersées à travers toute la surface tunicale ; toutefois, il persiste au contact des primordiums foliaires précédents (fig. 87) une zone annulaire de cloisonnements tangentiels dominants extrêmement réduite au contact des primordiums (une file de deux cellules en moyenne), plus nette dans le prolongement des espaces interfoliaires. L'essentiel de ces faits s'accorde avec les observations structurales de Mia (1960) pour le méristème de la même espèce.

Le nouveau cycle plastochronique commence par un élargissement diffus de la masse méristématique (fig. 89 et 90) avec quasi disparition de l'amorce (ou plus exactement du reliquat) de zone annulaire périphérique sauf au niveau des rayons interfoliaires. Le corpus participe à cet élargissement par l'accentuation de l'activité de cloisonnement anticline dans ses portions périphériques et par l'apparition, dans la partie supérieure de la portion axiale, de divisions de même direction ce qui rend alors plus difficile la distinction d'une limite franche entre tunica et corpus. Puis une hétérogénéité très nette apparaît ensuite dans le sens apical-basal par l'entrée en activité d'une zone de croissance intercalaire qui se manifeste d'abord dans la profondeur du corpus (fig. 91) dans une zone primitivement à cloisonnements diffus, puis dans les portions tunicales périphériques (fig. 92). L'activité de cette zone cambioïde double rapidement la surface du méristème et amène à son épaissement, puisqu'ici le terme de rehaussement convient peu ; d'autre part, cette masse cupulaire isole complètement le méristème axial des tissus plus anciens aussi bien au niveau tunical qu'au niveau du corpus. Il y a donc à partir de maintenant un ensemble doublement hétérogène, dans le sens surface-profondeur (tunica-corpus) et dans le sens apex-base (méristème axial et méristème périphérique).

Enfin, le cycle plastochronique s'achève, à la période de fin d'aire maximale, par l'initiation foliaire : dans le méristème périphérique un foyer se distingue par l'accentuation des caractères cytologiques euméristématiques (fig. 93) dont le bord intérieur se place à environ huit cellules de l'axe du méristème ; quelques cellules de la portion la plus périphérique échappent à cette activité (fig. 93, 94) : elles constituent face aux feuilles  $n - 1$  les initiums de bourgeons axillaires. On reconnaît alors quatre foyers sphériques, subégaux pour lesquels une vue <sup>\*</sup>polarisé des recloisonnements alors que ce caractère persiste dans les zones interfoliaires du méristème périphérique ; il apparaît d'autre part que la disposition des foyers d'initiation est telle qu'elle ne laisse qu'une infime partie du méristème périphérique sur leur face interne, qu'elle laisse au contraire une bande non négligeable de ce méristème sur leur face externe et qu'il subsiste entre eux un espace interappendiculaire parfois presque aussi large qu'eux. Enfin, les cellules du méristème périphérique, situées au contact des initiums des bourgeons axillaires des feuilles  $F n - 1$ , subissent une nouvelle activité mitotique polarisée : leur ensemble fournit une shell-zone qui se trouve ainsi au contact direct du méristème terminal. En vue longitudinale, l'ensemble du méristème n'a pas changé, mis à part un accroissement dimensionnel, et on y distingue toujours le méristème axial, avec portion tunicale et de corpus, puis le méristème périphérique en cupule avec également portion

tunicaire et de corpus ; l'initiation foliaire concerne les couches tunicales, mais aussi quelques épaisseurs de cellules du corpus.

Le verticille ainsi constitué évolue ensuite rapidement : soulèvement appendiculaire, élargissement tangentiel de la base d'insertion tel que l'espace interfoliaire s'amenuise, soulèvement de ce dernier en une crête interfoliaire (fig. 96), entrée en activité de la shell-zone et transformation plus lente des initiums de bourgeons axillaires dont les cellules prennent un caractère semi-méristématique, allongement des cellules du bord extérieur de la cupule, celles non utilisées dans l'initiation foliaire et dans la formation de la shell-zone (fig. 95 - 96).

En résumé, le cycle plastochronique se déroule à partir d'un stade à méristème axial presque seul présent, à croissance diffuse, puis est marqué par l'apparition d'un méristème annulaire à type de polarité secondaire, dans lequel les initiums foliaires se constituent et au contact duquel naissent les bourgeons axillaires et leur shell-zone ; tout le reste du méristème périphérique demeure inemployé ou construit des éléments annexes tels que les crêtes interfoliaires.

#### B - FORMATION DES RAMEAUX LATéraux ANTICIPES, CHEZ LE R. VOMITORIA.

Après avoir initié quelques verticilles foliaires à bourgeons axillaires non évolutifs, le méristème terminal élabore un verticille de rameaux anticipés, alternant avec les dernières feuilles et qui se répartissent de façon variable entre rameaux végétatifs et rameaux inflorescentiels.

La position des foyers initiaux gemmaires (fig. 97) est exactement la même que celle des initiums foliaires en ce qui concerne leur implantation dans le méristème périphérique et leur distance au sommet du méristème axial ; les seules différences constatées sont un éloignement réciproque moins important, le contact pratiquement réalisé entre la face abaxiale du foyer et le verticille foliaire précédent et enfin la forme que prend la masse appendiculaire au moment de son soulèvement en primordium : la portion abaxiale est en effet immédiatement plus volumineuse que la portion adaxiale, la première occupant environ le tiers du bombement primordial.

A peine plus tard (fig. 98), chaque primordium évolue en une double

ébauche : la portion adaxiale en une masse globuleuse encore indivise, la portion abaxiale en une lame dorsiventrals ayant tous les caractères d'une ébauche d'appendice foliaire.

En même temps, on assiste à une évolution profondément différente du territoire méristématique résiduel : les espaces intergemmaires ne se soulèvent pas en crête, le méristème, encore relativement actif au moment de l'initiation (fig. 97b), cesse cette activité ; il en résulte une surface cruciforme dont les cellules ne tardent pas à se différencier, la couche superficielle donnant en outre très vite naissance à de nombreuses glandes.

Le devenir ultérieur des ébauches est le suivant : lorsqu'il s'agit de la formation de rameaux végétatifs (les quatre rameaux de la figure 99 et trois des quatre rameaux de la figure 100), l'appendice foliaire, B, cesse toute activité de croissance, sa surface supérieure forme quelques glandes et l'ensemble demeure basal, complètement invisible de l'extérieur par suite du soulèvement de la crête interfoliaire du verticille précédent, elle-même glanduleuse ; la masse gemmaire proprement dite évolue en un méristème caulinaire qui initie un premier verticille foliaire, généralement à quatre feuilles disposées de telle façon qu'aucune ne soit placée dans le plan médian. Un long hypoprophyllle séparera le verticille préfoliaire de la base d'insertion du rameau sur l'axe porteur. Lorsqu'il s'agit au contraire de la formation d'un rameau inflorescentiel (fig. 100) la bractée B, sans être beaucoup plus développée devient souvent bien visible de l'extérieur (dans environ la moitié des cas observés) parcequ'elle se trouve emportée le long du pédoncule florifère apparent ; ce dernier élabore immédiatement un système de cymes bipares.

Que le rameau soit végétatif ou inflorescentiel, l'écaille B reste finalement sous forme d'une lamelle très simple, uniquement parenchymateuse, sans amorce de cordon conducteur libéro-ligneux, même à l'état procambial.

Aucun des quatre rameaux latéraux anticipés ne se place dans le prolongement de l'axe porteur, et comme chacun d'eux (sauf évidemment les rameaux florifères) fonctionnera comme celui-ci, il en résulte pour l'ensemble ligneux une morphologie en segments divergents successifs qui n'est pas sans évoquer celle d'une cyme multipare à fleur centrale avortée.

## C - FORMATION DES FEUILLES ET DES RAMEAUX ANTICIPES CHEZ LE RAUWOLFIA CANESCENS, COMME TERME DE COMPARAISON.

Le R. canescens a la même architecture des pousses que le R. vomitoria : suite de segments qui se succèdent les uns aux autres en divergeant vers l'extérieur, chaque segment portant d'abord une portion foliaire avec des verticilles de trois ou quatre, ou de trois puis quatre feuilles, puis une portion raméale avec un verticille de trois ou quatre rameaux anticipés dont certains sont végétatifs et d'autres inflorescentiels (fig. 101).

Dans la portion végétative, l'initiation foliaire a lieu sensiblement comme chez le R. vomitoria (fig. 102) : au sein du méristème périphérique lorsque l'ensemble apical a atteint le stade d'aire maximale, en laissant entre les initiums un volumineux méristème axial et des bandes de méristème périphérique interappendiculaires ; les différences sont assez minimes : volume relatif de chaque initium un peu plus important d'emblée, contact direct avec les feuilles précédentes, primordiums devenant jointifs, sans véritables crêtes interfoliaires, initiums de bourgeons axillaires n'apparaissant qu'un peu après l'initiation du verticille foliaire suivant (fig. 103).

Dans la portion où se forment les rameaux anticipés (fig. 104, 105, 106), les initiums correspondants ont la même implantation que les initiums foliaires et ont le même volume relatif. Dès ce stade initial ou tout au plus au moment de la transformation en primordiums, la masse gemmaire apparaît décomposée en deux éléments : une volumineuse masse gemmaire proprement dite et, sur la face abaxiale, une pièce dorsiventrale réduite d'abord à un très petit nombre de cellules ; sur la face adaxiale, le primordium de bourgeon anticipé est limité par une shell-zone bien nette, qui n'est donc, ici encore, que le résultat d'une accentuation locale de l'activité de croissance intercalaire qui caractérise le méristème périphérique, cette fois dans la portion la plus apicale de ce dernier.

Par la suite, les primordiums évoluent en ébauches (fig. 107) : l'élément abaxial, dorsiventral, devient une petite bractée plus ou moins apparente, toujours parenchymateuse et démunie de toute trace de faisceau conducteur ; elle est plus développée lorsqu'elle correspond à un rameau inflorescentiel. L'élément adaxial devient un volumineux rameau avec verticille préfoliaire s'il s'agit d'un rameau végétatif et la

phyllotaxie est telle qu'il n'y a pas de pièce médiane abaxiale ou un système inflorescentiel en cyme bipare, avec deux préfeuilles transverses.

On remarquera que, par rapport au type R. vomitoria, il y a une relative inversion des proportions, au cours de la croissance, entre la lamelle médiane abaxiale et le rameau latéral : c'est une écaille assez volumineuse à l'initiation puis stoppant toute croissance chez le R. vomitoria, si bien qu'elle passe plus ou moins inaperçue à l'état adulte, tandis que, chez le R. canescens, l'écaille est de dimensions très réduites au début, et moins rudimentaire à la fin.

Normalement, enfin, le méristème résiduel de l'axe porteur n'avorte pas après la formation d'un verticille de rameaux anticipés, mais donne naissance à une fleur terminale ; si plusieurs rameaux du verticille sous-jacent sont florifères, on a ainsi une organisation en cyme bi - ou multipare, ce qui correspond bien à un type inflorescentiel fondamental chez les Apocynacées.

## D - DISCUSSION.

1. Chez les Rauwolfia, une bractée et son bourgeon naissent simultanément à partir d'un même territoire initial, le site organogène.

1a - Les rameaux anticipés du R. vomitoria occupent exactement la même situation qu'un site foliaire au moment de leur formation au sein du méristème terminal. L'expression de rameau occupant un site foliaire s'y applique donc parfaitement. Ceci ne concerne pas seulement les conditions topographiques de l'initiation, mais aussi l'état ultérieur : les rameaux se placent en effet dans les séries phyllotaxiques verticillées, en alternance avec le dernier verticille foliaire, comme ce dernier l'était avec le verticille foliaire précédent.

Grâce au type d'architecture des pousses présent chez le R. canescens, nous pouvons proposer une interprétation certaine du système de pousses qui existe chez le R. vomitoria ; chaque segment a une base végétative avec verticilles foliaires et bourgeons axillaires dormants, puis un niveau inflorescentiel avec un verticille de bractées très réduites, axillantes chacune d'un rameau cymeux ou d'un rameau végétatif lequel reproduira la même organisation pour un segment suivant, enfin une fleur terminale (R. canescens) ou un méristème abortif (R. vomitoria). Cette succession n'a

rien que de très habituel. Le dernier verticille foliaire et le verticille de rameaux anticipés restent au contact l'un de l'autre par l'absence d'apparition d'une croissance intercalaire entre eux ; comme il y a alternance des pièces des deux verticilles et que les bractées axillantes des rameaux sont réduites et souvent inapparentes, ces derniers donnent l'impression d'être des rameaux extra-axillaires, interpétiolaires.

Ainsi, les rameaux latéraux anticipés sont-ils en réalité axillaires de bractées excessivement réduites et naissent-ils en même temps qu'elles à partir d'un territoire initial global ; chaque bractée ne correspond qu'à une partie assez faible (très faible chez R. canescens) de ce territoire, le rameau se développant à partir de tout le reste, de telle sorte que l'expression de rameau occupant un site foliaire demeure valable. Il semble qu'on pourrait exprimer le fait en disant que le site foliaire ne s'exteriorise que pour une faible part sous forme appendiculaire et, pour l'essentiel, engendre un rameau.

1b - L'analyse plus précise de l'évolution de ces sites foliaires chez les deux Rauwfolia et une comparaison avec le cas d'autres Apocynacées nous donnent déjà une idée de la variabilité des rapports entre une feuille et son bourgeon.

Dans le cas du R. canescens, on doit admettre que le seul type d'activité organogène du méristème terminal, durant la phase végétative, est une activité phyllogène puisque les bourgeons axillaires ne commencent à être perceptibles qu'au niveau du verticille des F n-1, après l'initiation des feuilles F<sub>n</sub> du verticille suivant ; dans une certaine mesure, on peut dire que l'initiation gemmaire procède d'une dédifférenciation précoce, conformément aux descriptions classiques.

Dans le cas du R. vomitoria, toujours pendant la phase végétative, il y a anticipation pour la formation des bourgeons axillaires des feuilles ; si ces bourgeons deviennent perceptibles, sous forme d'un foyer initial, au cours du plastochrone qui suit celui de l'apparition des feuilles axillantes, ils sont toutefois construits dans la masse même du méristème périphérique, avant l'initiation des feuilles suivantes. Le méristème terminal caulinaire a donc ici une double activité organogène : phyllogène et cladogène ; pour un futur territoire nodal individuel, le méristème a d'abord une activité phyllogène, puis, dans un second temps, une activité cladogène dans le territoire adaxial contigu. (1)

(1) Nous serions d'ailleurs tenté de proposer la définition suivante du bourgeonnement latéral anticipé : tout bourgeonnement dont l'initiation a lieu au sein même du méristème terminal caulinaire.

La phase de formation des rameaux latéraux anticipés, chez les deux espèces, apparaît comme une simple modification de ce qui existe dans la phase végétative du R. vomitoria : anticipation encore plus grande de l'activité cladogène du méristème périphérique, qui fait qu'il y a simultanément dans l'apparition d'une feuille et du bourgeon correspondant, avec en outre modification des proportions des deux masses initiales. La simultanée des deux initiations et l'importance relative du foyer cladogène par rapport au foyer phyllogène donnent l'apparence de création d'un seul foyer d'initiation, qui occupe sensiblement le même volume et la même situation qu'un foyer phyllogène dans la phase végétative.

Le Carissa macrocarpa, étudié par ailleurs, réalise une autre image intermédiaire au moment de la transformation du méristème terminal en épine : il y a bien simultanée d'apparition des deux foyers jumelés en ce sens que la double initiation a lieu dans le même territoire périphérique après qu'il se soit élargi, mais il n'y a pas confusion en un seul foyer apparent. Chez le Tabernaemontana dichotoma, également étudié par ailleurs, les deux initiations sont suffisamment séparées dans le temps pour qu'elles le soient dans l'espace puisque, comme chez le Rauwolfia vomitoria le moment de l'initiation foliaire et celui des bourgeons axillaires sont séparés par une phase de croissance du méristème terminal, celle qui prépare l'initiation du verticille suivant chez le R. vomitoria.

Il y a donc chez ces quelques espèces d'Apocynacées les activités suivantes pour le méristème caulinaire :

- activité phyllogène seule
- activité phyllogène suivie d'une activité cladogène distincte
- activité phyllogène contemporaine d'une activité cladogène distincte
- activité phyllogène et cladogène contemporaines et confondues en apparence.

Autrement dit, le méristème terminal a une activité organogène qui peut être exclusivement génératrice de feuilles, ou génératrice de feuilles et de bourgeons ; mais il est inexact de dire que le bourgeon anticipé des Rauwolfia se forme aux lieu et place d'une grande partie d'un site foliaire. Si l'expression de site foliaire est valable dans les faits pour un méristème à la phase purement végétative, elle n'a aucune valeur sur le plan des principes généraux : il n'y a pas de sites foliaires dans le méristème

terminal, mais des sites organogènes.

2. Les cas supposés exceptionnels de rameaux occupant un "site foliaire" sont en réalité fort répandus chez les Angiospermes.

Aux exemples déjà cités des Nymphéacées et de Pinguicula, nous ajoutons ceux d'Apocynacées, mais en fait il s'agit d'une situation banale rencontrée chaque fois qu'il y a bourgeonnement axillaire très anticipé : dans la plupart des inflorescences racémeuses ou cymeuses, lorsque la feuille axillante est réduite et que le bourgeon floral est initié précocement, mais aussi dans les inflorescences pour lesquelles la formation de bourgeons floraux n'est accompagnée d'aucune initiation bractéale, sans que les dispositions "phyllotaxiques" soient profondément perturbées pour autant. Cutter et Raju ont étudié des cas particuliers où des rameaux latéraux sont intercalés entre des productions foliaires, le long d'une pousse à fonctionnement monopodial ; mais à part le problème supplémentaire de la transformation réversible des foyers initiaux en feuilles-rameaux-feuilles, ces cas s'insèrent dans le cadre général des transformations observées très souvent au cours du développement d'une plante, lors d'un passage de l'état végétatif à l'état reproductif. La notion présentée par Cutter et Raju doit donc être discutée dans un cadre beaucoup plus large : dans une grappe de Crucifère, dans une panicule ou un épi de Graminée, il y a des bourgeons qui occupent des sites foliaires, avec insertion dans le système phyllotaxique de la pousse.

Par conséquent ce que nous exprimons pour le cas des Rauwolfia doit être étendu à l'ensemble des Angiospermes : le méristème caulinaire terminal, en plus de son activité histogène, a une activité organogène par apparition de foyers d'organogénèse qui, d'habitude, n'évoluent qu'en feuilles, d'où la confusion courante entre sites organogènes et sites foliaires. C'est déjà cet effort de généralisation que Bugnon et Genot (1964) ont tenté en proposant l'expression "hélices organogènes multiples" pour l'application étendue de la notion d'hélices foliaires multiples.

Qu'un foyer organogène évolue suivant les cas en feuille seule, en feuille plus bourgeon ou en bourgeon seul n'implique absolument pas la nécessité d'une homologie profonde entre ces deux organes, qui a dû être réelle sur le plan de la phylogénèse, mais ne repose sur aucune base en tant que phénomène encore présent postérieurement à l'apparition des Angiospermes. Il nous semble plus prudent de considérer que les Angiospermes primitives avaient toutes une structure de pousses basée sur la présence

de la trinité tige-feuille-bourgeon et que les modifications apparentes actuelles sont issues d'altérations de ces éléments beaucoup plus que de la persistance des signes d'une origine télomique plus ancienne.

Des cas comme ceux des Nymphaea, Nuphar et Pinguicula peuvent évidemment faire illusion, à cause de l'opposition franche du devenir de sites organogènes contigus le long d'une même hélice ; mais ils ne matérialisent aucun atavisme ; le "remplacement" d'une feuille par un bourgeon n'apporte pas ici de preuve en faveur de l'origine télomique d'une feuille d'Angiosperme. D'habitude ce "remplacement" est plus ou moins progressif et non réversible : le long d'une pousse, l'évolution de chaque site organogène pourra se faire suivant la gradation (F) - (Fr) - (FR) - (fR) - (R) et c'est en particulier le cas chez le Myosotis alpestris (Favard, 1960) pour lequel dans l'inflorescence primaire les bourgeons axillaires sont de plus en plus précoces et, finalement, dans les inflorescences partielles de second ordre, il y a formation d'un bourgeon sans aucune initiation de bractée préalable. On peut, à titre plus exceptionnel, observer la succession brusque (F) - (R) - (F), mais ce n'est qu'un cas particulier.

Le seul véritable problème est ici d'ordre fonctionnel : il consiste à connaître le déterminisme de la transformation du devenir de chaque site. Et la base morphologique pour la résolution de ce problème est mal posée par l'expression de rameau occupant un site foliaire. Il y a site organogène évoluant en feuille d'une part et site organogène évoluant en rameau, d'autre part (ou en ensemble feuille-rameau).

### 3. Discussion des arguments apportés par Cutter et Raju à l'appui de leur interprétation.

3a - Il y a la comparaison avec des faits d'observation notés chez les Ptéridophytes. Nous préférons quant à nous éviter les comparaisons morphologiques très précises destinées à permettre l'établissement de relations d'homologies organiques entre des plantes par trop éloignées sur le plan phylogénique ; certes, il est intéressant de constater la ressemblance entre les méristèmes caulinaires de Dryopteris et de Nuphar, avec primordiums foliaires volumineux, distants les uns des autres, sans bourgeonnement axillaire, ou la ressemblance entre les bulbilles de Lycopodium et les bourgeons extra-axillaires des mêmes Nuphar, mais il paraît difficile d'en tirer quelque argument sur la valeur morphologique des feuilles et des rameaux extra-axillaires chez les Angiospermes.

3b - Il y a ensuite des faits d'ordre tératologique (Raju) et expérimental (Cutter), que nous rassemblons parcequ'ils sont justiciables de la même analyse critique : qu'un pédoncule floral soit éventuellement remplacé par un organe de nature foliacée, dans les conditions naturelles, ou qu'on réussisse à provoquer le remplacement d'une feuille (au stade initium ou jeune primordium) par un rameau n'impose pas le recours à une explication unique, avec démonstration d'une homologie entre la feuille et le rameau, ou avec démonstration du caractère non immédiatement définitif d'un site foliaire en tant que tel. Ces faits d'observation ou d'expérimentation cadrent également de façon satisfaisante avec la notion de foyer organogène pouvant évoluer vers un type organique ou un autre en fonction des conditions imposées au moment de l'entrée en évolution du foyer.

3c - Nous avons jusqu'ici discuté la notion de rameau occupant un site foliaire sur la base de nos propres observations chez les Apocynacées. Il convenait encore de reprendre le matériel même qui a fait l'objet des études de Cutter et Raju. Chassat (1962) a déjà discuté le travail de Cutter et a proposé une interprétation différente, dont la nôtre est très proche, d'après l'étude morphologique des pousses de diverses Nymphéacées.

De notre côté, nous avons fait l'étude de plusieurs espèces de Pinguicula : P. lusitanica, P. vulgaris, P. alpina. Chez ces trois espèces, il y a construction sympodiale, alors que Raju affirme la permanence du méristème terminal chez le P. vulgaris : la pousse du Pinguicula lusitanica montre annuellement une succession d'un grand nombre de segments à deux, trois, voire quatre feuilles avant une fleur terminale ; chez les P. vulgaris et P. alpina, il n'est construit chaque année qu'un seul segment de sympode avec n feuilles végétatives (fig. 108) à bourgeons axillaires d'apparition très tardive (Raju les qualifie d'adventifs), puis une grappe terminale pauciflore formée en fin de saison. Cette grappe (fig. 109) est, chez P. vulgaris, constituée de fleurs latérales sans bractée axillante, mais continuant la série phyllotaxique, avant une fleur terminale plus ou moins complètement développée et, à la limite, ne se formant même pas. Le long de la pousse se succèdent donc de grandes feuilles apparemment à aisselle vide et des rameaux sans feuille axillante apparaissant dans des sites jusque-là foliaires (fig. 110 et 112). En réalité, il n'y a pas une telle ressemblance avec les Nymphéacées comme l'a cru Raju, car le premier signe d'une modification dans l'organogenèse est dans l'apparition de la dernière feuille, Fn, de l'année (fig. 111 et 112) : elle est reconnaissable à sa petite taille à l'initiation alors que les primordiums foliaires

étaient jusque-là volumineux ; d'autre part, à son aisselle se met en place un massif gemmaire précoce dont les cellules vont se différencier ; c'est en effet seulement au printemps suivant que ce massif axillaire évoluera en un rameau usurpateur. Ajoutons enfin qu'il se forme aussi à l'aisselle de la feuille précédente Fn-1, un bourgeon axillaire à évolution également retardée (fig. 111). Il existe donc bien de véritables bourgeons axillaires végétatifs chez cette espèce. L'erreur de Raju peut s'expliquer par le fait que ces bourgeons, comme les dernières feuilles et comme les fleurs, ne se développeront que l'année suivante, mais on constatera qu'une partie du raisonnement de l'auteur repose sur l'affirmation de l'inexistence de bourgeons axillaires chez cette espèce. Les Pinguicula vulgaris et P. alpina montrent plus simplement un nouvel exemple d'apparition, en rapport avec la mise à fleur, de bourgeons anticipés nés de sites organogènes, avec la complication d'une structure sympodiale pour l'ensemble de la pousse et surtout avec succession (F) - (Fr) - (fR) - (R).

#### B I B L I O G R A P H I E

- BUGNON (F) et GENOT (R), 1964 - Sur l'existence vraisemblable de plusieurs hélices distinctes dans des inflorescences de Graminées ; extension de la notion d'hélices foliaires multiples. Bull. Soc. bot. Fr., 111, 324 - 331.
- CAPONETTI (J.D.) et STEEVES (T.A.), 1963 - Morphogenetic studies on excised leaves of Osmunda cinnamomea L. Morphological studies of leaf development in sterile nutrient culture. Canad. J. Bot., 41, 545-556.
- CHASSAT (J.F.), 1962 - Recherches sur la ramification chez les Nymphéacées. Mém. Soc. bot. Fr., 72-95.
- CUTTER (E.G.), 1954 - Experimental induction of buds from fern leaf development in sterile nutrient culture. Nature, 173, 440-441.
- CUTTER (E.G.), 1956 - Experimental and analytical studies of Pteridophytes : the experimental induction of buds from leaf primordia in Dryopteris aristata DRUCE. Ann. Bot., 20, 143-165.
- CUTTER (E.G.), 1957 - Studies of morphogenesis in the Nymphaeaceae. I - Some aspects of the morphology of Nuphar luteum (L.) SM. and Nymphaea alba L. Phytomorphology, 7, 45-56. II-Floral development in Nuphar and Nymphaea : bracts and calyx. Ibid., 57 - 73.
- CUTTER (E.G.), 1958 - Studies of morphogenesis in the Nymphaeaceae. III - Surgical experiments on leaf and bud formation. Phytomorphology, 8, 74 - 95.
- CUTTER (E.G.), 1961 - The inception and distribution of flowers in the Nymphaeaceae. Proc. Linn. Soc. Lond., 172, 93 - 100.

- CUTTER (E.G.), 1965 - Recent experimental studies of the shoot apex and shoot morphogenesis. Bot. Rev., 31, 7 - 113.
- CUTTER (E.G.), 1966 - Patterns of organogenesis in the shoot. In Trends in Plant Morphogenesis, 220 - 234, Longmans, London.
- FAVARD (A.), 1960a - Ontogenèse de l'inflorescence du Myosotis des Alpes.  
Ontogenèse de l'inflorescence primaire. C.R.Acad. Sc. Paris., 250, 908-910.
- FAVARD (A.), 1960b - Ontogenèse de l'inflorescence de Myosotis alpestris.  
Ontogenèse des inflorescences partielles de second ordre. Ibid., 1534 -1536.
- MIA (A.J.), 1960 - Structure of the shoot apex of Rauwolfia vomitoria. The bot. Gaz., 122, 121 - 124.
- NOUGAREDE (A.) et LOISEAU (J.E.), 1963 - Etude morphologique des rameaux du Lycopodium selago L. ; structure et fonctionnement de l'apex. C.R.Acad. Sc. Paris, 257, 2968 - 2701.
- PELLEGRINI (O.), 1961 - Modificazione delle prospettive morfogenetiche in primordi fogliari chirurgicamente isolati del meristema apicale del germoglio.  
Delpinoa N.S., 3, 1 - 12.
- RAJU (M.V.S.), 1969 - Development of floral organs in the sites of leaf primordia in Pinguicula vulgaris. Amer. J. Bot., 56, 507 - 514.
- STEEVES (T.A.), 1961 - A study of developmental potentialities of excised leaf primordia in sterile culture. Phytomorphology, 11, 346 - 359.
- STEEVES (T.A.), 1962 - Morphogenesis in isolated fern leaves. In Regeneration, 117 - 151, D. Rudnick, New-York.
- STEEVES (T.A.), 1966 - On the determination of leaf primordia in Ferns. In Trends in Plant Morphogenesis, 200 - 219, Longmans, London.
- STEEVES (T.A.), et SUSSEX (I.M.), 1957 - Studies on the development of excised leaves in sterile culture. Amer. J. Bot., 44, 665 - 673.
- SUSSEX (I.M.), 1951 - Experiments on the cause of dorsiventrality in leaves. Nature, 167, 651 - 652.
- SUSSEX (I.M.), 1954 - Ibid., Nature, 174, 351 - 352.
- SUSSEX (I.M.), 1955 - Morphogenesis in Solanum tuberosum. Experimental investigation of leaf dorsiventrality and orientation in the juvenile shoot.  
Phytomorphology, 5, 286 - 300.
- TAKEUCHI (K.), 1962 - Study on the development of gemmae in Lycopodium chinense CHRIST, and Lycopodium serratum THUNB. Jap. J. Bot., 18, 73 - 85.
- WARDLAW (C.W.), 1949 - Experiments on organogenesis in ferns. Growth (suppl.), 9, 93 - 131.

XXXXX

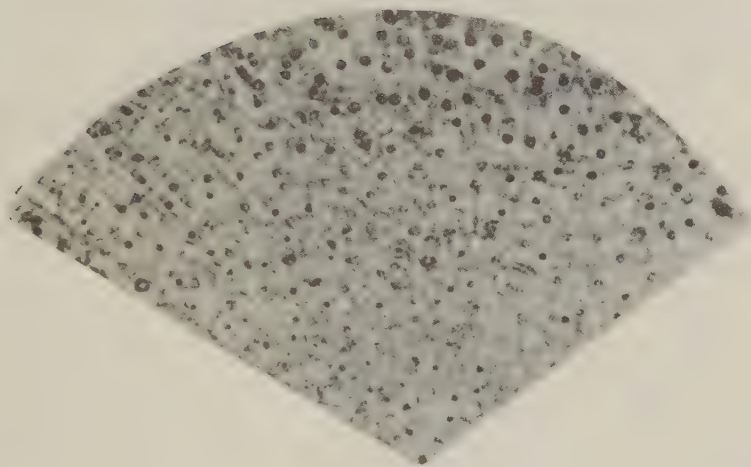
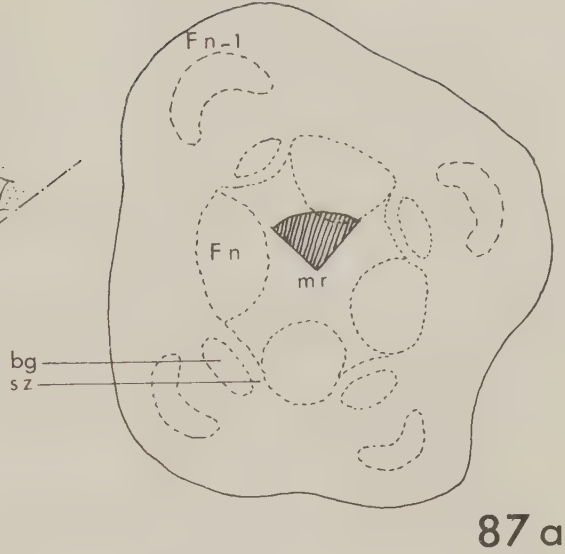
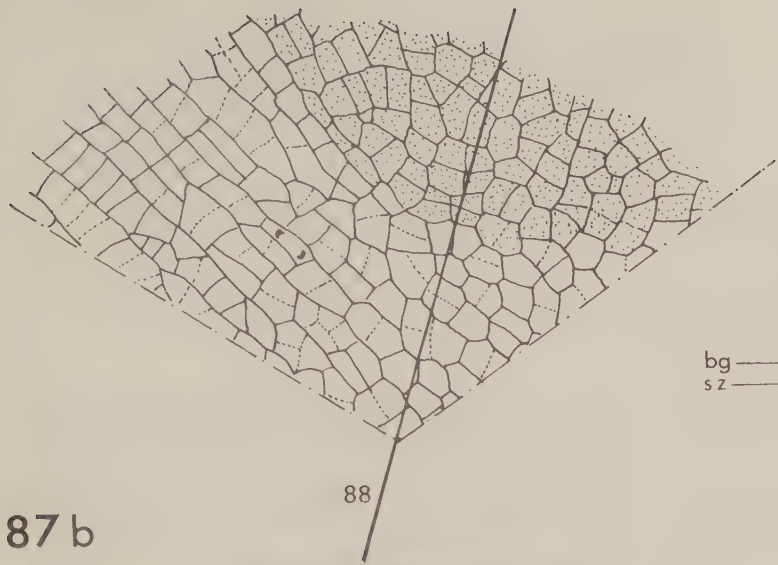
### PLANCHE XIII

---

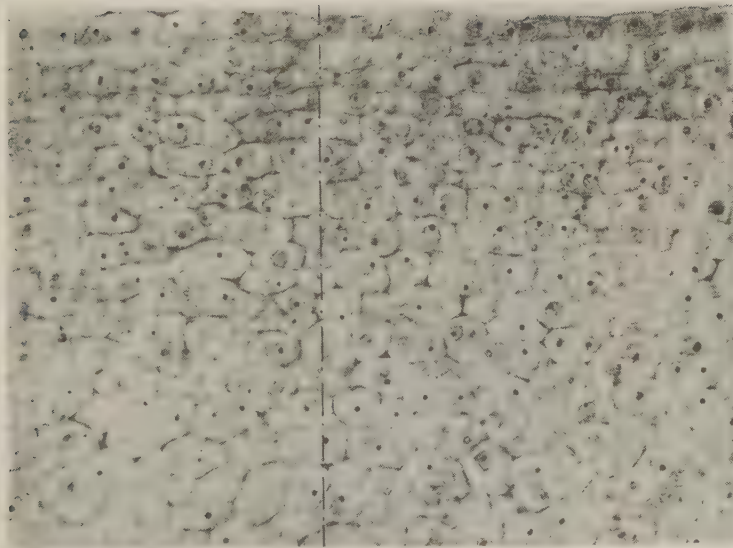
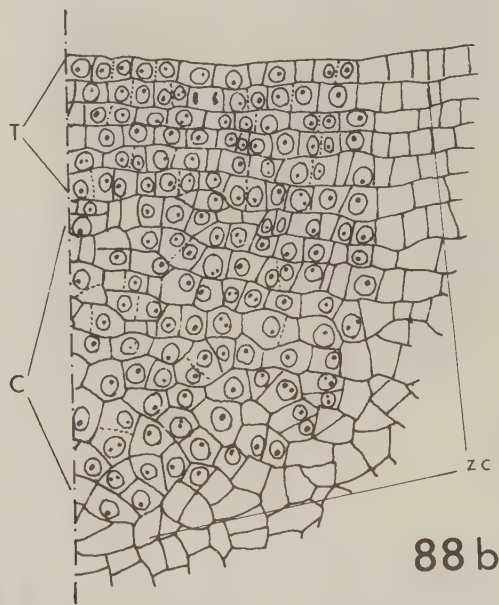
Fig. 87, 88 - Rauwolfia vomitoria : structure du méristème terminal, formation des feuilles et de leur bourgeon.

La figure 87a représente une coupe transversale dans un bourgeon terminal avec un premier verticille de quatre feuilles, Fn-1, et le verticille suivant constitué des primordiums des Fn ; à ce stade, les bourgeons axillaires des Fn-1, bg, sont formés, chacun avec une shell-zone, sz ; le secteur du méristème qui a été hachuré est celui dessiné à un plus fort grossissement en figure 87b. Cette vue polaire comprend le méristème résiduel, mr, une portion adaxiale d'un primordium Fn (avec pointillés) et une portion adaxiale d'une bande interfoliaire (le trait continu numéroté 88 indique le plan de la coupe longitudinale des figures 88) : l'activité de recloisonnement et la direction des divisions apparaissent à cause de la faible épaisseur des cloisons les plus récentes tracées en lignes pointillées.

Une coupe longitudinale axiale (88), à un stade légèrement plus avancé, montre un méristème avec une tunica, T, à 6 assises et un corpus, C, un peu moins actif ; ce méristème résiduel est limité par une zone cambioïde, zc, apparue au cours du cycle précédent et dont les portions périphériques ont donné naissance aux Fn.



20  $\mu$



88b

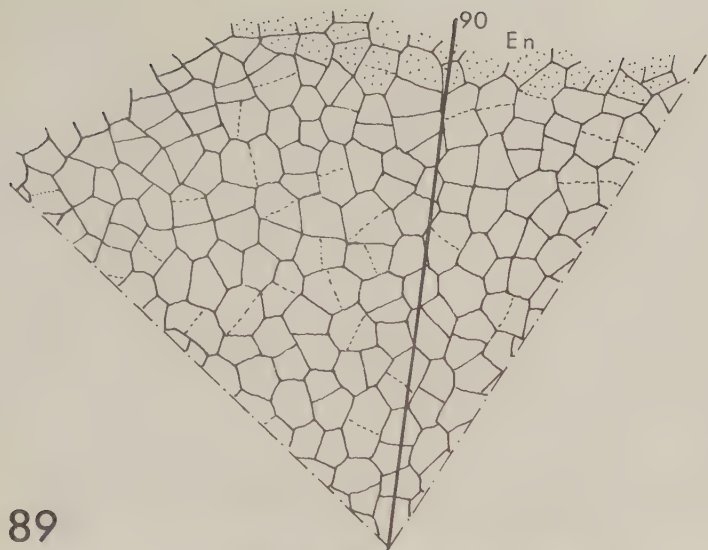
## PLANCHE XIV

---

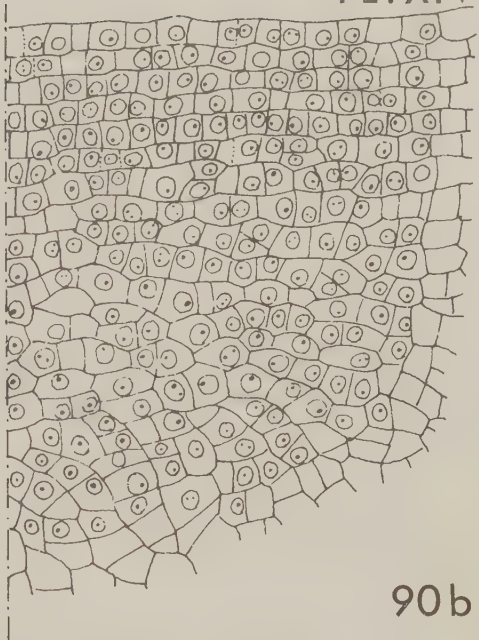
Fig. 89 à 91 - *Rauwolfia vomitoria* : structure du méristème terminal, formation des feuilles et de leur bourgeon (suite).

La masse méristématique s'est élargie (89) à la suite de cloisonnements tangentiels déjà visibles sur la figure 87 b (PL. XIII).

Des coupes longitudinales à des stades un peu plus avancés et passant par le plan de deux Fn (90 et 91) indiquent une modification dans l'état des cellules du corpus plus actif d'abord dans ses portions périphériques (90) puis dans sa portion axiale supérieure (91) ; dans le même temps, les cellules du corpus placées au contact des tissus anciens sont réactivées, d'abord faiblement (90) puis elles prennent un aspect fortement méristématique (91) avec orientation des divisions telle que se constitue une nouvelle zone cambiale.



89



90b

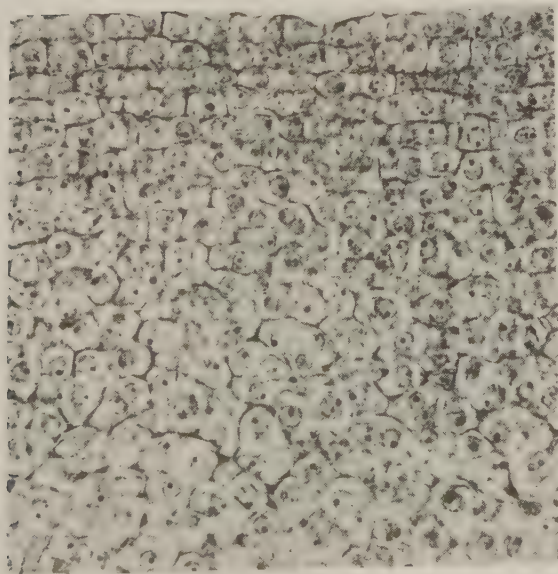


20 μ

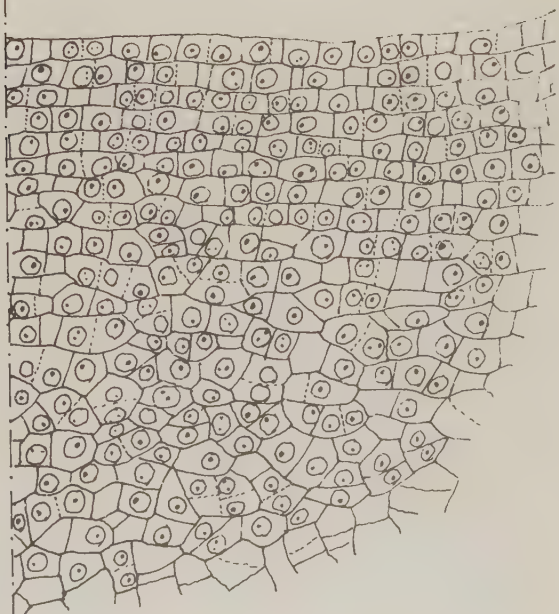


90a

91a



91b



## PLANCHE XV

---

Fig. 92, 93 - *Rauwolfia vomitoria* : structure du méristème terminal, formation des feuilles et de leur bourgeon (suite).

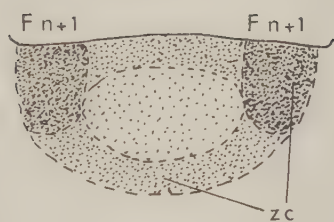
Au stade de la figure 92, les tunicales mettent en place la portion périphérique de la zone cambiale, *zc*, reconnaissable à l'orientation des divisions plus nettement radiales.

En fin d'aire maximale (93), des foyers euméristématiques s'individualisent dans le méristème périphérique correspondant à l'initiation des  $F_n + 1$ .

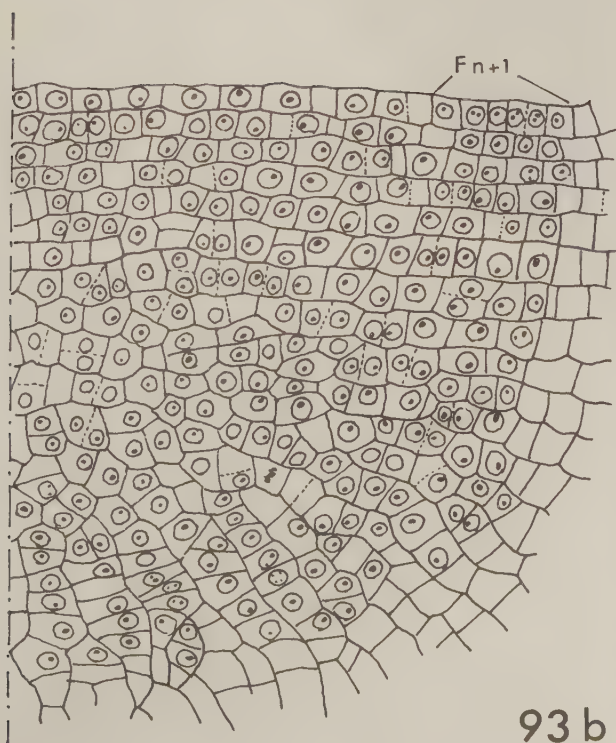


20  $\mu$

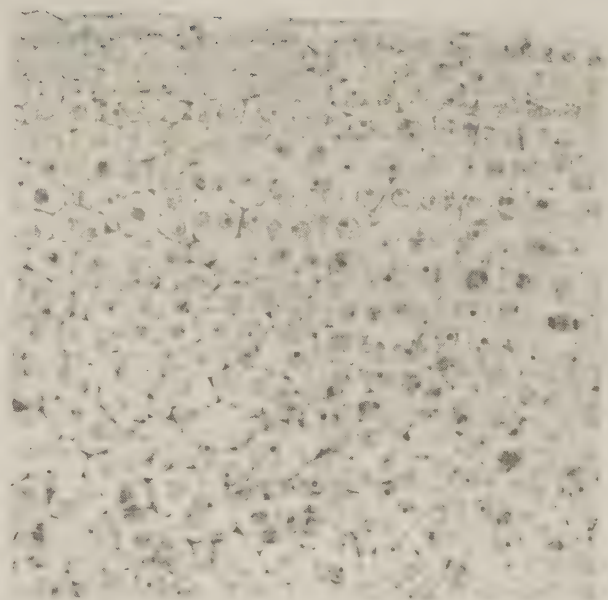
92



93a



93b



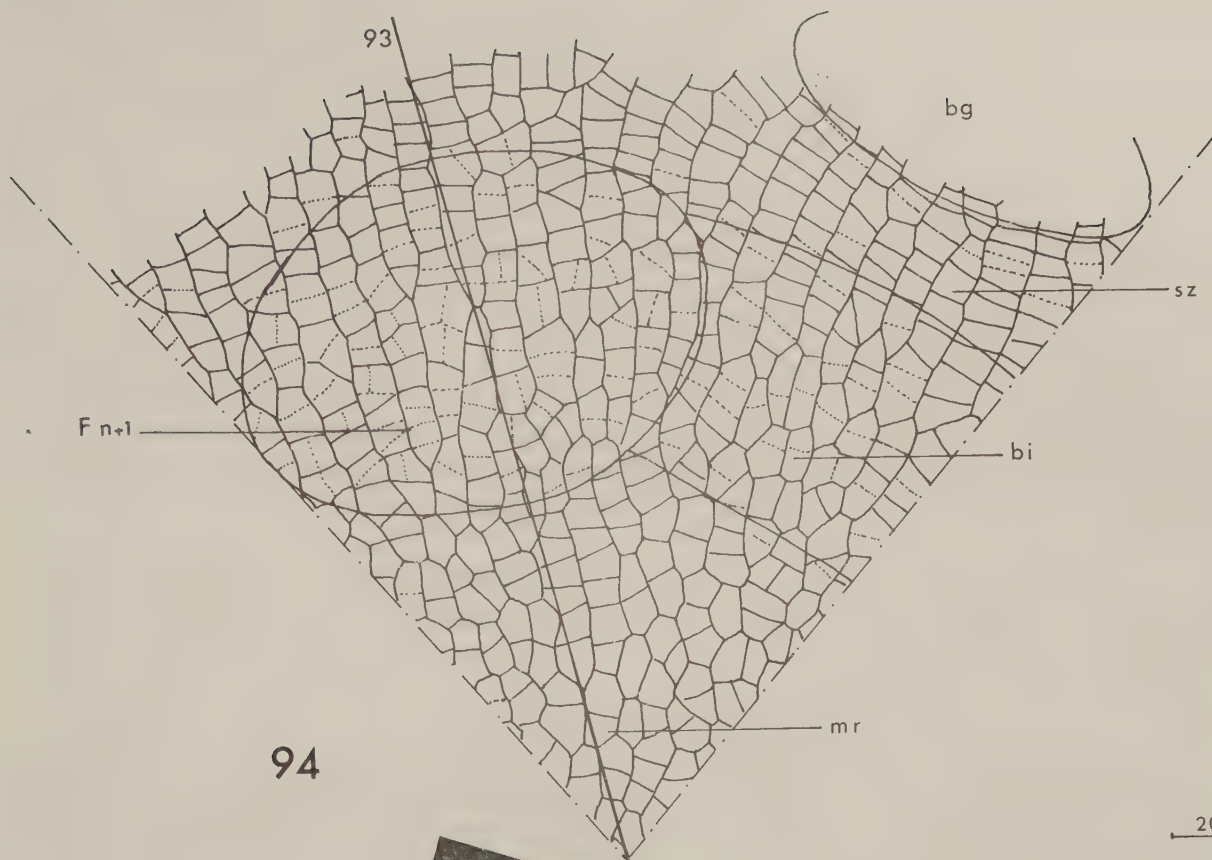
## PLANCHE XVI

---

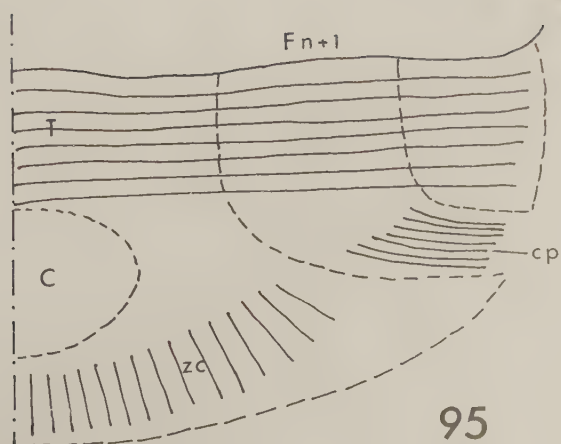
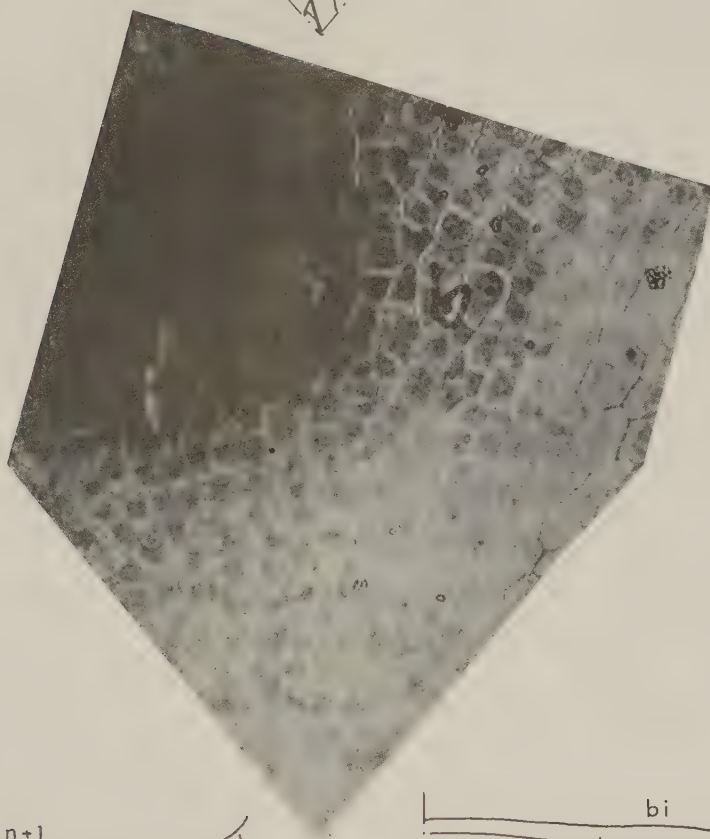
Fig. 94 à 96 - *Rauwolfia vomitoria* : structure du méristème terminal, formation des feuilles et de leur bourgeon (suite et fin).

Fig. 94 - Cette vue polaire du méristème montre l'évolution des diverses zones de celui-ci au moment de la formation des  $F_n + 1$  : entre les primordiums foliaires restent de larges bandes interfoliales, *bi*, où persiste la polarité des recloisonnements qui caractérisait la zone cambiale ; le méristème résiduel axial, *mr*, est devenu beaucoup moins actif ; à l'extérieur de la zone annulaire constituée par les primordiums et les bandes interfoliales, il reste quelques cellules qui, face aux bourgeons axillaires, *bg*, des  $F_n$ , par une activité mitotique polarisée, forment une shell-zone, *sz*.

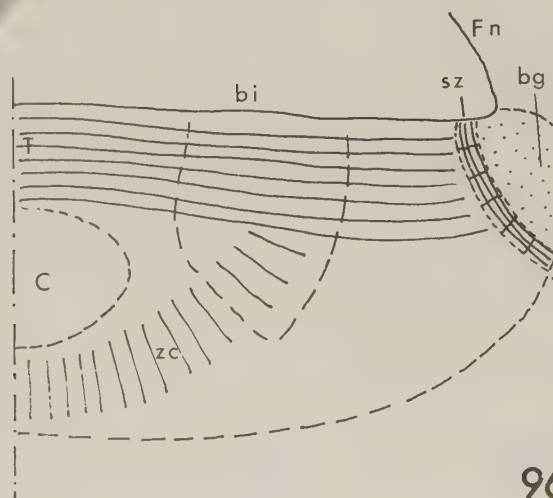
Fig. 95, 96 - Schémas de coupes longitudinales passant par un plan d'initiation foliaire (95) et par une bande interfoliaire (96) au début du soulèvement appendiculaire : en ce qui concerne la tunica, *T*, le corpus, *C*, et la zone cambiale, *zc*, les deux secteurs sont identiques ; mises à part les cellules de la shell-zone (96) et les cellules procambiales, *cp* (95), les portions les plus périphériques de la dernière zone cambiale sont déjà différenciées.



94



95



96

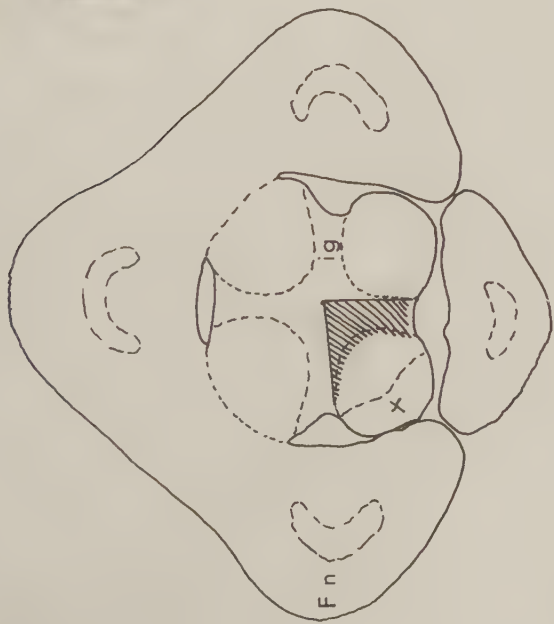
## PLANCHE XVII

Fig. 97 à 99 - Rauwolfia vomitoria : formation des rameaux latéraux anticipés.

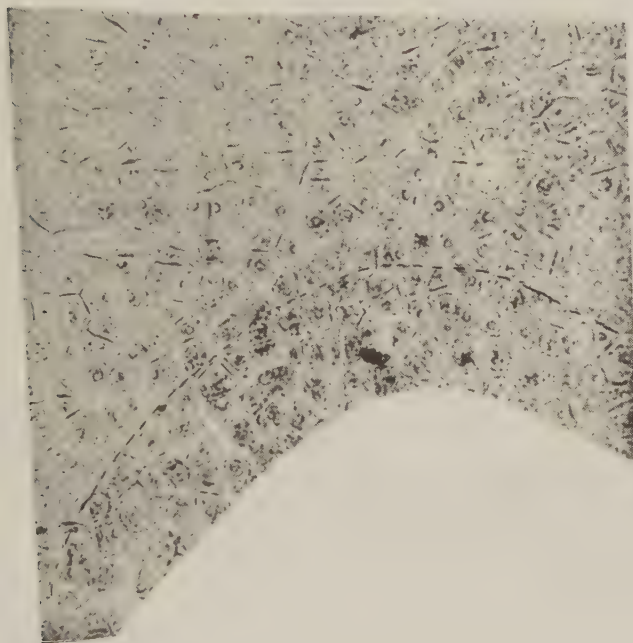
Quatre foyers gemmaires apparaissent après un dernier verticille de feuilles, Fn, (97a) en alternance avec celles-ci ; les primordiums sont volumineux, avec portion abaxiale (croix) plus haute ; entre deux primordiums persiste une bande intergemmaire, ig, plus étroite qu'une bande interfoliaire et se plaçant au contact des Fn ; cependant, la distance d'un primordium à l'axe (97b, correspondant au secteur hachuré de la figure 97a) est la même que pour une initiation foliaire.

Chacun des primordiums évolue en une double ébauche (98, deux coupes séparées par un intervalle de  $70\ \mu$ ) avec une masse gemmaire, G, adaxiale et une lame foliaire correspondant à une bractée, B ; le méristème résiduel, mr, se différencie.

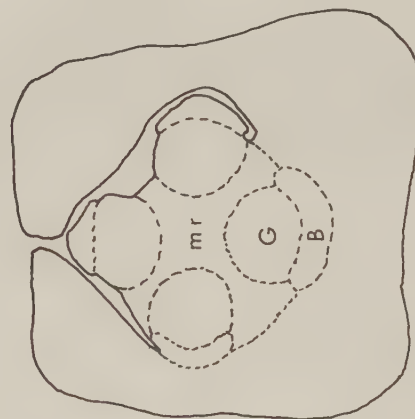
Les quatre massifs gemmaires peuvent constituer des rameaux végétatifs, V, avec leur système préfoliaire (99, deux coupes séparées par un intervalle de  $80\ \mu$ ) ; les bractées axillantes forment des glandes à leur face supérieure, tout comme le méristème résiduel dans sa zone axiale et dans les bandes intergemmaires ; les aisselles des Fn ont développé des bourgeons, bg.



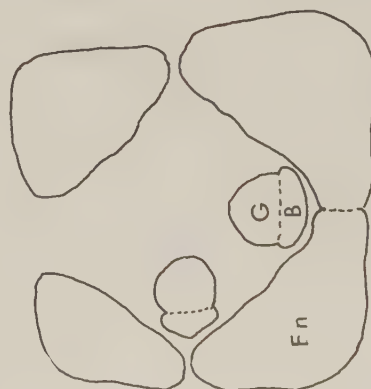
97a



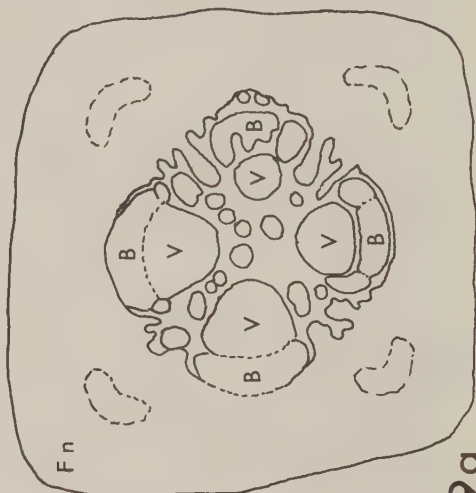
97b



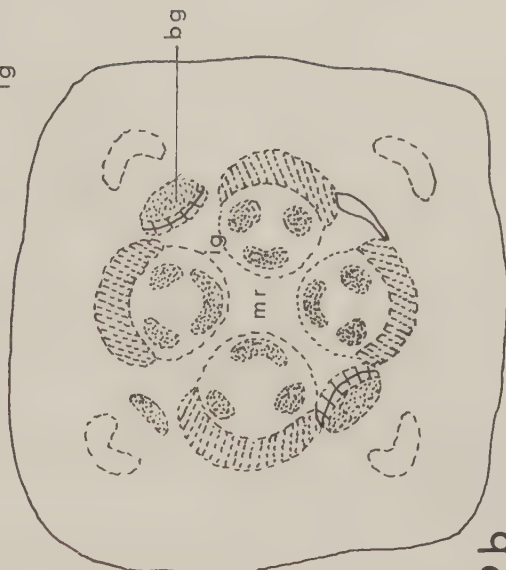
98b



98a



99a



99b

## PLANCHE XVIII

Fig. 100 - Rauwolfia vomitoria : formation des rameaux latéraux anticipés (suite et fin) .

Un exemple d'évolution différente pour les quatre bourgeons anticipés avec trois rameaux végétatifs V et un rameau inflorescentiel I dont la bractée B, non glandulaire, est plus importante que celles des rameaux végétatifs (hachures).

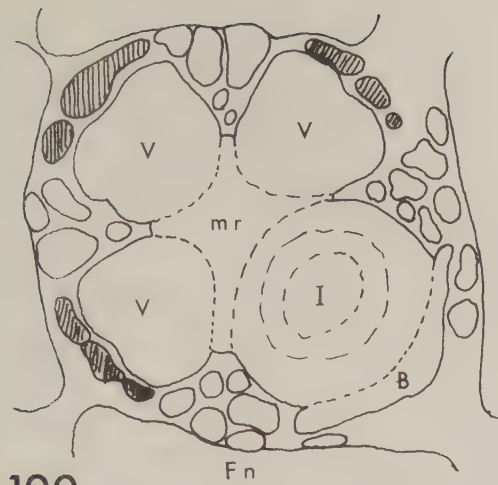
Fig. 101 à 107 - Rauwolfia canescens : formation des feuilles et des rameaux anticipés .

La coupe dans un bourgeon terminal fertile représentée en figure 101 montre la succession de deux verticilles emboîtés, le premier de quatre feuilles, Fn, le suivant de quatre rameaux anticipés, axillaires de bractées assez réduites (hachures) ; deux de ces rameaux sont végétatifs, V, et les deux autres sont inflorescentiels, I ; au-dessus de ces rameaux, le méristème terminal devient floral, FL.

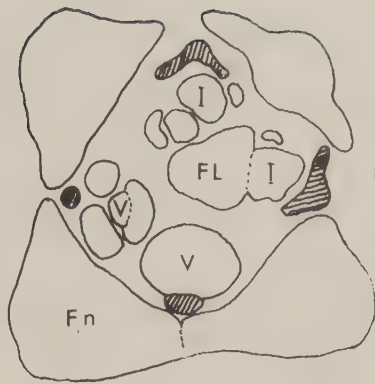
Les portions méristématiques non utilisées dans l'initiation des Fn (102) constituent un méristème résiduel axial, mr, important même après que les primordiums soient devenus jointifs (103) ; c'est au moment de la surrection des Fn qu'apparaissent les bourgeons axillaires, bg, des Fn - 1 (103).

Les foyers d'initiation qui évolueront en rameaux anticipés (104, 105 et 106) ont la même implantation que des initiums foliaires ; ces primordiums gemmaires, rapidement volumineux, sont asynchrones, apparaissant dans l'ordre 1, 2, 3, 4 ; une bractée, B, s'individualise très tôt sous forme de quelques cellules à l'initiation ; chaque massif gemmaire proprement dit est séparé du méristème terminal résiduel, mr, par une shell-zone, sz.

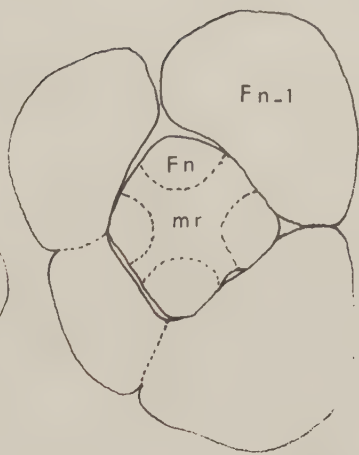
La figure 107 (deux coupes séparées par un intervalle de 400  $\mu$ ) indique une évolution de ces rameaux anticipés avec une autre répartition en rameaux végétatifs, V, et rameaux inflorescentiels, I, que dans le cas de la figure 101 ; les bourgeons, bg, axillaires des Fn évoluent peu.



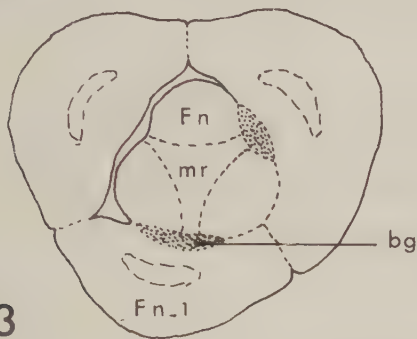
100



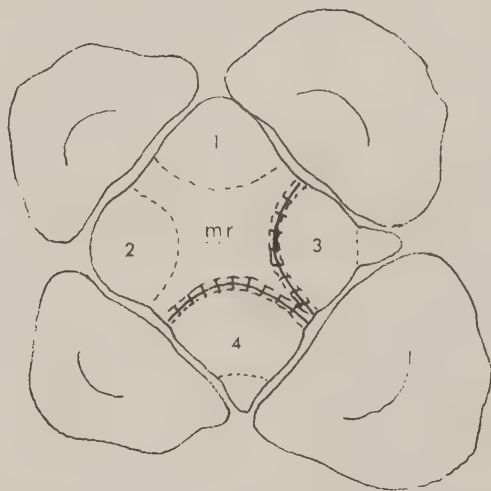
101



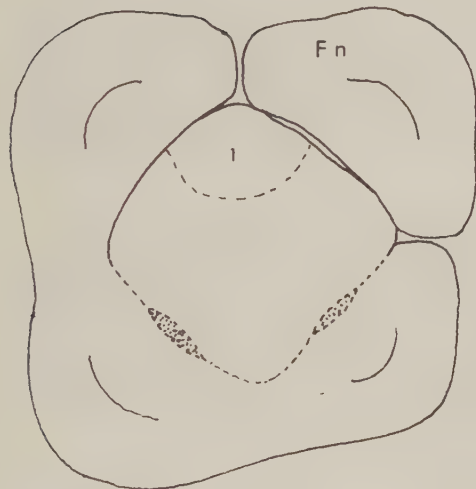
102



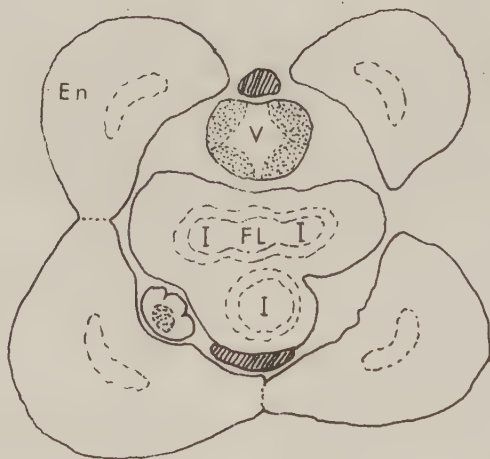
103



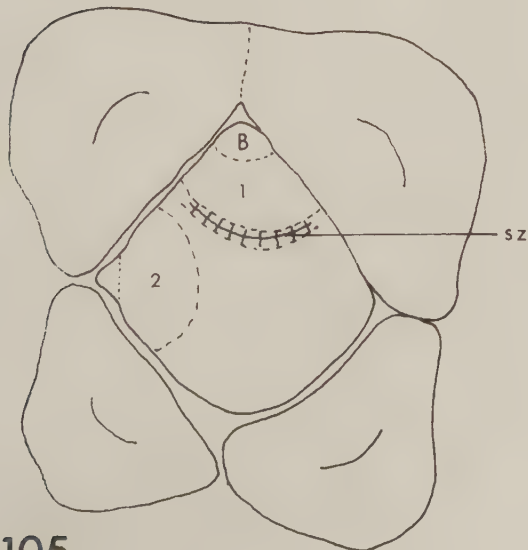
106



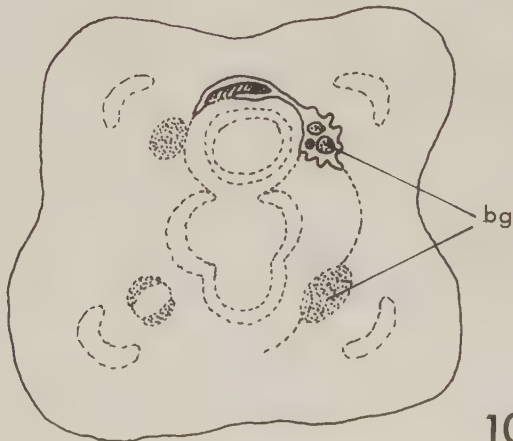
104



107a



105



107b

## PLANCHE XIX

### Pinguicula vulgaris.

Fig. 108 - Coupe transversale dans un bourgeon terminal végétatif, prélevé au milieu du printemps, avec feuilles en alternance générale (1, 2, 3, etc.) et bourgeons axillaires, bg, d'apparition tardive.

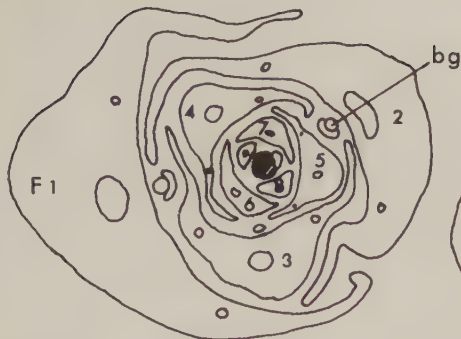
Fig. 109 - Coupe transversale dans un bourgeon fertile : la pousse de l'année se termine par une grappe avec petite fleur terminale, FLT, et fleurs latérales, FL L1 et 2 ; le bourgeon axillaire de la feuille Fn se développe en un rameau usurpateur, U, qui a déjà construit un certain nombre de feuilles, f.

Fig. 110 - Initiation des feuilles d'après des coupes transversales dans un bourgeon terminal (un intervalle de  $20\ \mu$  sépare les coupes 110a et 110b ; les autres intervalles sont de  $10\ \mu$ ) ; le méristème terminal M, est très déformé à cause du rythme rapide de production des feuilles et de l'importance en volume des primordiums.

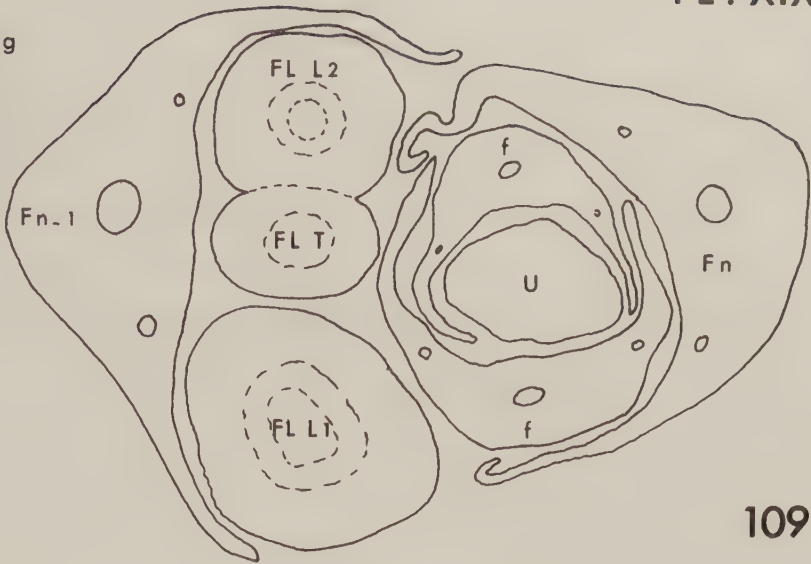
Fig. 111, 112 - Organogenèse en fin de saison.

Fig. 111 - (la figure 111a représente la superposition de six coupes séparées par des intervalles de  $10\ \mu$  ; un intervalle de  $10\ \mu$  sépare 111b de la coupe la plus basale de 111a ; un intervalle de  $30\ \mu$  sépare 111c de 111b) : au-dessus de la dernière feuille, Fn, assez réduite, le méristème est volumineux ( $60\ \mu$  de hauteur) et très méristématique ; une aire gemmaire, ag, s'individualise à l'aisselle des Fn et Fn - 1 alors que d'habitude les bourgeons axillaires sont tardifs (voir fig. 108).

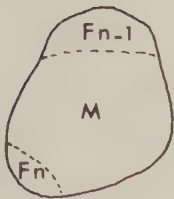
Fig. 112 - (112a comprend deux coupes séparées par un intervalle de  $10\ \mu$  ; un intervalle de  $30\ \mu$  sépare 112 b de la coupe la plus basale de 112a ; un intervalle de  $20\ \mu$  sépare 112c de 112b) : après une phase de croissance, l'aire gemmaire axillaire de Fn se différencie ; le méristème construit deux nouveaux organes latéraux qui évolueront au printemps suivant en fleurs latérales, FL L1 et FL L2, alors qu'il évoluera lui-même en fleur terminale FL T.



108



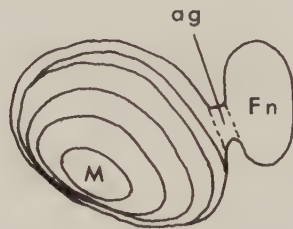
109



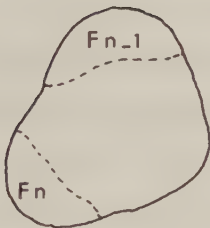
110a



112a



111a



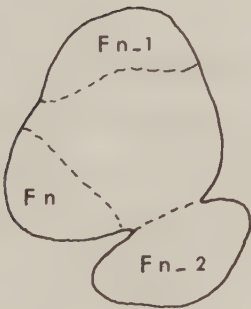
110b



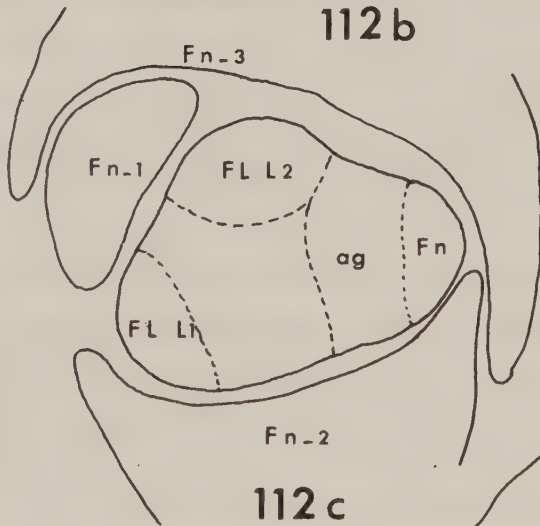
112b



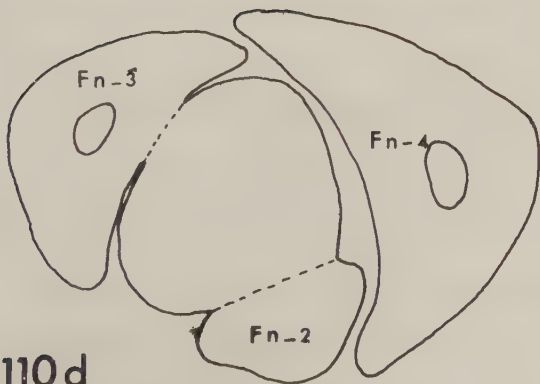
111b



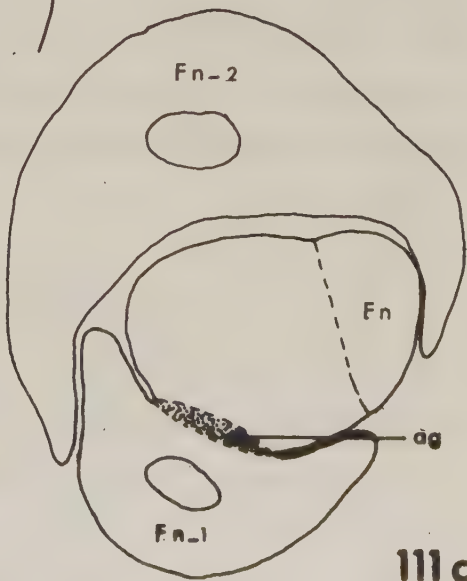
110c



112c



110d



111c

## CHAPITRE IV

### LE GROUPE DES APOCYNACEES - ASCLEPIADACEES ET LA NOTION D'ORGANES RESULTANT D'UNE MISE A FLEUR INACHEVEE

---

#### I. DONNEES BIBLIOGRAPHIQUES

##### A - DES ORGANES PARTICULIERS, VRILLES ET EPINES, INTERPRETES COMME INFLORESCENCES STERILES.

Des constituants stériles de la pousse, appartenant à des catégories particulières telles que des épines ou des vrilles sont bien souvent interprétés comme "inflorescences stériles", à cause d'une grande similitude dans la situation sur la plante et dans la constitution morphologique, à cause également de formes intermédiaires couramment observées. Ceci est particulièrement vrai pour le cas de nombreuses vrilles, chez des Passifloracées (voir Troll, 1937 ; Nozeran, 1955 ; Cusset, 1968), Vitacées (voir Troll, 1937 ; Bugnon, 1953), Sapindacées des genres Cardiospermum ou Serjania (voir Troll, 1937), Rhamnacées du genre Reissekia (idem), du genre Gouania (Emberger, 1960), Rubiacées du genre Uncaria (voir Troll, 1937), etc. Pour distinguer les vrilles en tant qu'organes spécialisés, par opposition aux tiges principales fonctionnant directement comme vrilles, Troll utilise d'ailleurs l'expression d'"Infloreszenz ranken", pour marquer nettement leur équivalence à des inflorescences : ce sont des inflorescences modifiées, stériles.

La même interprétation a été proposée pour divers exemples d'épines : Chodat (1907) décrit brièvement le cas du Sonchus cervicornis, dont les rameaux spinescents sont formés "par les inflorescences dont les bourgeons inférieurs deviennent des fleurs tandis que les supérieurs s'allongent immédiatement en épines" (p. 202). Van der Pijl (1951) puis Troll (1969) mentionnent l'exemple des Bougainvillea avec, pour une espèce comme B. spectabilis, une succession le long de la pousse de feuilles à bourgeons

végétatifs normaux, de feuilles axillantes d'une épine et enfin de feuilles axillantes d'inflorescences, avec aussi des formes intermédiaires pour lesquelles les pousses latérales montrent un "mélange" d'épines et de fleurs ; Van der Pijl propose le terme d' "inflorescence Thorns" et, selon Troll, de telles épines doivent sans doute être considérées comme des inflorescences rudimentaires. Ce mélange d'épines et de fleurs a été également décrit pour des rameaux latéraux de Colletia (Emberger, 1960) et pour des cymes chez des Acanthacées (Sell, 1969) : chez le Barleria prionitis, les épines correspondent aux fleurs latérales de la cyme ; elles remplacent la fleur centrale chez l'Asteracantha longifolia et les Haplanthus ce qui constitue un modèle parallèle à celui décrit par Nozeran (1955) chez des Passifloracées comme l'Adenia tenuispira et un Taxsonia chez lesquels c'est une vrille qui remplace la fleur centrale. Neville (1958) décrit de façon détaillée les épines du Gleditsia triacanthos, considérées comme homologue stériles d'une inflorescence secondaire.

Les types d'arguments présentés par les auteurs rendent tout à fait plausible l'interprétation de ces organes spéciaux comme des inflorescences stériles et on peut considérer le fait comme généralement admis. Par contre, la même assimilation a été proposée dans d'autres cas qui ne paraissent pas toujours aussi évidents.

## B - UNE CONSTRUCTION DU TYPE INFLORESCENTIEL POUR DES POUSSES APPAREMMENT VEGETATIVES.

L'un des cas les plus typiques est celui de l'organisation du système de pousses chez le Mirabilis jalapa végétatif, d'après Wibaut (1965). La mise à fleur, pour cette espèce, se produirait après la construction de cinq couples foliaires, parfois plus (neuf à douze dans les observations de Wibaut) ; elle se traduit par la construction d'un complexe ramifié du type cyme bipare, dans lequel le méristème caulinaire évolue de la façon suivante : après s'être entouré de deux bractées, le méristème voit sa zone centrale se transformer en une fleur, tandis que les zones latérales construisent deux méristèmes qui subiront une évolution identique ; dans la portion inférieure du niveau inflorescentiel de la plante, le méristème correspondant ayant initié deux feuilles, voit bien sa zone centrale devenir prédominante et organiser un véritable méristème floral, mais la fleur avorte pendant que les zones latérales élaborent deux méristèmes de rameaux florifères ; ainsi la base inflorescentielle serait caractérisée par une relative inhibition de la floraison.

Or, au-dessous du niveau inflorescentiel, et dès la fin du second plastochrone de la tigelle, l'évolution méristématique est caractérisée par la mise en place après la construction de chacun des couples foliaires, d'une zone centrale d'abord plus active qu'au cours de la phase précédente d'organogenèse foliaire normale puis perdant toute activité et de deux zones latérales dont l'une évolue en un "apex de remplacement" (d'où une organisation sympodiale pour l'axe de la plante) et l'autre est rejetée en prenant la position et l'aspect d'un bourgeon axillaire ; la zone centrale se trouve absorbée par le développement prépondérant de l'apex de remplacement.

Pour ce tronçon sympodial précoce, Wibaut propose une interprétation qui tient compte de la ressemblance constatée entre les évolutions végétatives et inflorescentielles : "la structuration particulière de l'apex témoigne déjà d'une évolution vers la floraison ; ses potentialités ont changé bien qu'elles ne puissent encore s'exprimer. Dès ce moment, la "zone centrale" très réduite, et de courte durée, a la valeur d'une ébauche de méristème floral". Après la surrection de la seconde paire de feuilles, la plante atteindrait son état de maturité de floraison, mais la mise à fleur commençante se trouverait inhibée par une tendance végétative encore prédominante ; on peut également exprimer le fait en disant qu'un "facteur" nécessaire à la floraison est intervenu, permettant l'acquisition d'un rythme de ramification particulier à la cyme bipare, mais ce facteur n'est pas suffisant pour que la plante réalise la séquence complète de mise à fleur ; il manque en effet le passage pour le méristème terminal à la phase florale.

On voit que ce type d'interprétation rejoint celui des exemples cités plus haut, avec une difficulté supplémentaire apparente qui tient à l'extrême précocité de la mise à fleur supposée (juste au-delà de la deuxième paire foliaire après les cotylédons) et la possibilité de recours à une autre interprétation, qui consisterait à voir dans le système ramifié en sympode une simple ramification axillaire anticipée, végétative avec anisocladie. On peut s'étonner en effet que Wibaut n'ait nulle part assimilé les apex de remplacement, les axes florifères ou les pédoncules inflorescentiels à des rameaux axillaires des feuilles ou des bractées et bractéoles, même pas dans les cymes qui paraissent pourtant construites selon un modèle très classique et alors qu'elle décrit deux shell-zones séparant les zones latérales de la zone centrale.

L'analyse des apparences de bifurcation chez l'Aloe transvaalensis par Bremekamp (1928) permet de déceler des cas d'inachèvement dans la mise à fleur plus

faciles à interpréter que celui du Mirabilis jalapa parce qu'accidentels. Le diagramme, dans les cas habituels de formation d'une inflorescence, montre dans la rosette de feuilles une inflorescence terminale et la construction du segment suivant à partir du bourgeon axillaire de la dernière feuille. Parmi les nombreuses variations qui apparaissent sur ce modèle classique de sympodisation en rapport avec l'évolution inflorescentielle du méristème terminal, nous retenons d'abord le cas où celui-ci, au lieu de construire une inflorescence, continue un fonctionnement végétatif avec cependant développement du rameau qui aurait constitué le segment suivant dans une évolution normale ; nous retenons également le cas où l'inflorescence est abortive au point parfois de ne pas apparaître avec pourtant une construction sympodiale qui est alors difficile à distinguer d'une organisation monopodiale.

Signalons enfin l'exemple des "inflorescences végétatives" du Kalanchoe blossfeldiana (Lang, 1965) : chez cette espèce, la floraison s'accompagne d'une modification importante du port de la plante alors très ramifié, mais si le traitement inductif est insuffisant, la pousse subit cette modification sans que se forme de primordium floral.

#### C - ORANOGENESE VEGETATIVE POUR UNE POUSSE ENGAGEE DANS LA PHASE REPRODUCTRICE.

Les exemples sont nombreux d'apparition d'une feuille seule ou d'une feuille et de son bourgeon végétatif dans une inflorescence ou même dans une fleur ; ils constituent le plus souvent des réversions au sens large, c'est-à-dire un retour à un état végétatif à partir d'un état inflorescentiel ou même d'un état floral. Il s'agit de toute évidence d'une interruption dans le processus de mise à fleur.

C'est à ce type de perturbation qu'on peut rattacher des anomalies induites expérimentalement chez des Crucifères et une Graminée : chez l'Alyssum maritimum (Nougarède et Rondet, 1962) et le Sinapis alba (Bernier et Dath, 1962), certains traitements photopériodiques peuvent provoquer l'apparition, dans la grappe, de zones où se mélangent des feuilles et des fleurs sans bractée axillante ; quelle que soit l'interprétation proposée, réversion ou non, la séquence de mise à fleur est inachevée et même déviée dans le sens végétatif ; la perturbation est ici ponctuelle. Chez un Blé d'automne semé au printemps, Poux (1968) observe un apex reproducteur dans tous ses caractères sauf dans celui de la destinée des pièces latérales qu'il produit : ces organes latéraux au lieu d'évoluer en épillets donnent naissance à des feuilles ; sans discuter l'idée de l'auteur qui envisage de refuser le nom de feuilles à ces organes apparus, on constatera

seulement que les primordiums latéraux n'évoluent pas en épillets et que par conséquent la mise à fleur n'est pas totalement accomplie.

La brève revue des exemples ci-dessus fait apparaître assurément l'existence de mises à fleurs incomplètes et c'est la conséquence d'un aspect qualitatif de la réponse d'une plante à l'induction ; elle fait apparaître aussi la diversité des modalités d'inachèvement suivant le moment où se place l'interruption dans le programme de floraison.

Nous nous proposons donc de rechercher si, parmi les Apocynacées et Asclépiadacées, il n'existe pas de formations particulières qui pourraient être interprétées comme résultant d'une mise à fleur inachevée ou déviée de sa différenciation commençante et appartenant soit à un modèle organique spécialisé (épines par exemple), soit à un type de ramification, comme pour ce qui se passe chez le Mirabilis jalapa, soit encore à un modèle d'évolution végétative pour des organes normalement fertiles dans la portion ou le secteur de pousse considéré. Dans l'éventualité de l'existence de ces trois possibilités, l'analyse morphologique et morphogénétique de cas précis pourrait permettre 1°) de confirmer ou d'infirmer la valeur de l'interprétation proposée pour le second type 2°) de replacer ces exemples parmi l'ensemble des divers cas de mise à fleur inachevée 3°) d'essayer d'exprimer les possibilités observées en termes plus actuels de morphogenèse.

## II. OBSERVATIONS PERSONNELLES

### A - LA MISE A EPINE COMME MISE A FLEUR INACHEVEE : CAS DU CARISSA MACROCARPA.

Nous avons déjà décrit (voir p. 53) la façon dont naissent les diverses branches des épines ramifiées de cette espèce. Rappelons que ces épines sont formées précocement sur la plantule, à partir du sixième couple foliaire par exemple, qu'elles résultent de la répétition d'une ramification axillaire anticipée et symétrique, au niveau d'un couple de bractées. A peu de choses près, les faits d'ontogenèse sont identiques à ceux décrits par Wibaut chez le Mirabilis jalapa : la partie la plus axiale du méristème caulinaire se distingue par son inactivité et sera plus ou moins incorporée aux organes nés dans les portions latérales de ce méristème ; celles-ci forment deux axes volumineux correspondant à l'initiation des deux bractées ; le méristème caulinaire global, d'ordre N, se transforme ainsi en épine ramifiée dont les deux premiers

bras sont d'ordre  $N + 1$ , les deux suivants sur chaque bras étant d'ordre  $N + 2$  ; après constitution de deux, quatre ou plus généralement huit axes, les méristèmes ultimes ne donnent plus naissance qu'à une masse tissulaire évoluant en épine, sans activité organogène quant à la construction d'appendices ou de bourgeons.

Ainsi construites, les épines du Carissa macrocarpa montrent au moins deux caractères originaux. L'un consiste en leur nature terminale, qui implique la disparition de la structure monopodiale, pour l'axe principal de la plantule et de la plante adulte ; or ceci paraît exceptionnel pour une formation épineuse, car chez la grande majorité des végétaux à système spinescent caulinaire, ce dernier résulte de l'évolution d'un bourgeon latéral axillaire. Le type Carissa appartient ainsi à un modèle exceptionnel quant à la situation de l'épine dans l'ensemble de la pousse.

L'autre caractère original correspond au mode de ramification à l'intérieur de chaque système épineux ; dans les autres exemples connus, la ramification est presque toujours monopodiale (exemples : Prunus spinosa, Gleditsia triacanthos, etc.), exceptionnellement avec assemblage d'axes successifs d'importance relative d'abord croissante, comme c'est le cas pour le Crataegus spinosissima cité par Troll (1937). La formation d'épines bifurquées une ou plusieurs fois est donc inhabituelle ; elle évoque de façon très suggestive des structures inflorescentielles dichasiales.

On peut dès lors rechercher les relations existant entre les épines et les inflorescences chez le Carissa macrocarpa. En culture, nous avons obtenu : la floraison de jeunes plants âgés de deux ans, d'abord cultivés en serre à température de 20°C dans les conditions de lumière naturelle, puis ayant reçu pendant six mois un éclairage nocturne d'appoint. Voici quatre exemples de structures observées (fig. 113 à 116) :

- échantillon 1 (fig. 113) : après deux couples foliaires, le segment de sympode représenté montre, à la place du système épineux habituel, un complexe à deux bractées basales, B1, un axe médian avec une bractée située à mi-hauteur, B2, enfin une fleur terminale ; les deux bractées basales axillent un rameau dont le méristème a avorté après formation de deux préfeuilles et des deux bourgeons correspondants évolués en épines ; le rameau axillaire issu de la bractée B2 a la même organisation que les rameaux basiliaires, mais son méristème terminal a en outre construit une fleur qui avorte à un stade peu avancé de son évolution. L'ensemble représente donc une grappe définie très courte (donc presque une cyme) de cymes latérales dont une seule

est fertile en partie.

- échantillon 2 (fig. 114) : l'organisation du complexe terminal est identique à celle d'un système épineux "végétatif", avec finalement huit méristèmes ultimes différenciés en épines ; la seule différence est la formation d'une fleur terminant l'axe d'ordre N.

- échantillon 3 (fig. 115) : dans l'ensemble terminal, l'axe N porte deux couples de bractées avant de se terminer par une fleur ; les rameaux latéraux évoluent en épine directement ou après bifurcation au niveau des bractées-préfeuilles.

- échantillon 4 (fig. 116) : son organisation fondamentale est la même que dans le premier échantillon, mais le complexe terminal est purement "végétatif", tous les axes se terminant en épine.

De ces divers exemples, il résulte que le complexe épineux de Carissa macrocarpa représente bien une formation inflorescentielle qui n'achève pas la mise à fleur amorcée ; quand celle-ci se réalise entièrement, elle aboutit à la constitution d'une cyme bipare ou d'une grappe de cymes bipares très courte et définie dès après le second niveau bractéal.

D'autres arguments que ceux de la présence d'intermédiaires "inflorescences-épines" militent en faveur de cette interprétation : 1°) dans sa constitution typique, le système épineux est très semblable à des cymes bipares dont la fleur terminale serait abortive ; on sait que de telles cymes se rencontrent constamment ou occasionnellement chez les Polycarpon tetraphyllum (Bugnon, 1950) et Begonia vitifolia (Goebel, 1928) ; d'ailleurs chez d'autres Carissa, comme C. arduina et C. edulis, on observe les mêmes bifurcations au niveau des pédoncules inflorescentiels, avec possibilité, pour une même espèce, notamment chez le C. arduina, de présenter de telles inflorescences, mais aussi des cymes bipares à conformation normale. 2°) le méristème de l'épine présente des caractères plus ou moins intermédiaires entre le "type" végétatif et le "type" inflorescentiel habituels, ainsi que nous l'avons décrit dans un chapitre antérieur : élargissement de la partie axiale profonde en une sorte de réceptacle, activation relative de la zone sommitale.

Certes, certains de ces arguments ne peuvent être considérés comme des

éléments de démonstration de l'homologie du complexe épineux avec une inflorescence ; on pourrait par exemple fort bien concevoir que des structures végétatives pures aient des méristèmes organisés de la façon dont il a été indiqué, notamment lorsqu'il y a précocité considérable de la ramification latérale. De même l'avortement apical et la constitution de bourgeons anticipés pourraient être considérés comme une éventualité très générale, simplement plus commune dans le cas d'inflorescences en cymes.

Il n'en reste pas moins que, associés à la présence de structures intermédiaires réelles, ces arguments forment un ensemble qui donnent une grande valeur à l'interprétation du complexe épineux en tant que structure inflorescentielle amorcée et inachevée. L'exemple du Carissa macrocarpa rejoint ainsi celui de Bougainvillea et des Gleditsia.

Nous insisterons en outre sur la précocité d'apparition des épines le long de l'axe apparent de la plantule, qui n'est pas sans rappeler notamment celle de l'apparition des vrilles chez les plantules d'Ampélidacées.

## B - LES "POUSSES DE RENFORT VEGETATIVES" DES RAUWOLFIA ET TABERNAEMONTANA.

1. Cas du Rauwolfia vomitoria. Ici encore, cet exemple a déjà été décrit par ailleurs et nous ne ferons que reprendre d'abord schématiquement les caractéristiques importantes ou préciser certains points de la ramification chez cette espèce.

Rappelons que dans l'espèce voisine Rauwolfia canescens, utilisées comme terme de comparaison, chaque tronçon de pousse initie un petit nombre de feuilles verticillées par quatre, puis un verticille de quatre rameaux axillaires chacun d'une minuscule bractée, et se termine enfin par une fleur. Une partie au moins des quatre rameaux peut être immédiatement fertile, sous forme de cymes bipares, le reste se développant en nouveaux tronçons de pousses identiques au premier. On peut donc dire que chaque tronçon se termine par une cyme multipare dont certains bras, au lieu d'être florifères, sont végétatifs, ou bien que le niveau fertile du tronçon de pousse comporte une fleur terminale, une ou plusieurs cymes latérales sous-jacentes et une ou plusieurs pousses de renfort, cymes et pousses de renfort étant disposées en un verticille ; une telle disposition ne doit pas surprendre, car si on a l'habitude de se représenter le long d'une pousse la zone végétative, puis celle à pousses de renfort et enfin celle à inflorescences

de renfort comme des étages successifs, on ne doit pas oublier l'indépendance relative des centres générateurs et donc la possibilité d'une coexistence au même niveau de deux états physiologiques différents. Le nombre de rameaux par verticille étant ici fixé à quatre, il y a balancement entre le nombre des cymes et celui des pousses de renfort, soit par exemple respectivement 1 et 3, ou 2 et 2, ou 0 et 4.

La différence principale entre les Rauwolfia canescens et vomitorea provient de l'arrêt évolutif du méristème terminal après la constitution du verticille de rameaux végétatifs ou florifères ; il n'apparaît plus de fleur terminale et il y a à sa place une simple masse tissulaire différenciée. On se rapproche ainsi d'une organisation en cyme multipare à fleur centrale abortive dès le début de son évolution ou même avant son individualisation. Ceci n'est pas exceptionnel dans diverses inflorescences en cymes multipares et ne fait qu'étendre au cas de telles cymes ce dont nous avons parlé à propos de cymes bipares comme celle du Begonia vitifolia, etc.

Dans ces conditions, comment faut-il interpréter le sommet d'un tronçon de pousse qui serait entièrement végétatif avec quatre rameaux répétant le tronçon porteur ? Ceci est très fréquent sur les jeunes arbres observés. Alors qu'il peut paraître tout à fait normal de songer à une explication en termes de ramification purement végétative, n'ayant rien à voir avec les structures reproductrices, nous sommes au contraire amené à envisager ici l'idée d'une transformation inflorescentielle débutante, avec construction d'un groupe de pousses de renfort et cessation de toute activité reproductrice ultérieure. Le remplacement de n'importe laquelle de ces pousses par une cyme, l'évocation de cymes multipares avec ou sans fleur terminale rendent cette solution très vraisemblable. On arriverait ainsi à une explication d'un trait de ramification assez remarquable, qui consiste en l'apparition brusque, au-dessus d'un niveau à feuilles végétatives sans bourgeon important, de rameaux axillés par des bractées, à apparition précoce et à évolution rapide.

2. Cas du *Tabernaemontana dichotoma*. Rappelons que chez cette espèce, à structure articulée, le relais ontogénique est assuré par l'évolution en rameaux végétatifs de deux bourgeons nés légèrement anticipés, à l'aisselle de feuilles-écailles alors que le méristème terminal se parenchymatise.

Deux faits d'ordre différent militent en faveur d'une interprétation en termes de mise à fleur inachevée, pour expliquer l'apparition des articles de remplacement : l'un vient de la profonde ressemblance qui existe entre ce cas et celui des

articles fertiles des Rauwolfia : les bourgeons anticipés occupent la même situation relative au sein du bourgeon terminal que les quatre bourgeons végétatifs ou reproducteurs chez cette dernière espèce ; ils sont évidemment leurs homologues. L'autre fait concerne ce qui est connu de la constitution des pousses adultes fertiles chez les Tabernaemontana ; Prévost (1966), par exemple, écrit que "l'inflorescence terminale interrompt l'allongement de l'article : deux relais, le nombre est également constant, apparemment extra-axillaires, poursuivent le développement". Qu'il y ait les mêmes relais avec un méristème terminal qui tourne court juste après leur initiation cadrerait fort bien avec l'idée de pousses de renfort annonçant une prochaine mise à fleur, interrompue.

Prévost pense que si les deux dernières feuilles de l'article sont des feuilles réduites à des écailles (ce qu'elle écrit à propos du Voacanga bracteata, construit sur le même modèle fondamental), c'est parce que tout se passe "comme si le méristème, ralenti dans son développement était devenu incapable de former une nouvelle paire de feuilles assimilatrices". Nous préférons quant à nous y voir la manifestation d'une sexualité commençante, car l'incapacité phyllogène ne cadre pas très bien avec la vigueur du méristème terminal au moment de l'initiation gemmaire correspondante.

Sur la plantule, la précocité de mise à fleur incomplète, à peine amorcée avant de s'arrêter n'est pas nouvelle ; elle est du même ordre de grandeur que chez le Carissa macrocarpa. Cette précocité est un caractère fréquent chez les Apocynacées à structure articulée (Hallé et Oldeman, 1970), de même qu'il est fréquent selon ces auteurs que le type de ramification décrit précède de beaucoup la floraison (deux ou trois ans chez le Tabernaemontana crassa).

#### C - L'APPARITION D'ORGANES VEGETATIFS DANS LES SECTEURS INFLORESCENTIELS DE LA POUSSE DES ASCLEPIADACEES.

Nous savons que pour un certain nombre d'Asclépiadacées à système de pousses monopodial, la zone fertile est en fait un mélange de productions végétatives foliaires et de productions inflorescentielles avec à chaque noeud un ensemble de deux feuilles et d'une inflorescence, et, dans le cas de répétition de ces niveaux mixtes le long de la pousse, il y a, le plus souvent, une répartition sectoriale de ces organes selon deux orthostiques inflorescentielles et quatre orthostiques foliaires. Voici quelques anomalies en rapport avec un inachèvement de la mise à fleur : chez le Vincetoxicum

officinale, nous observons quelques cas (fig. 117) où, à la base de la portion fertile de la pousse, après un premier niveau mixte normalement constitué, à deux feuilles et une inflorescence, se place un niveau à trois feuilles placées comme les pièces d'un noeud mixte, c'est-à-dire avec deux feuilles opposées sur deux orthostiques foliaires et la troisième feuille sur une orthostique inflorescentielle ; outre ce placement, il se manifeste un caractère apparaissant habituellement dans les secteurs inflorescentiels : c'est le développement relativement important du bourgeon axillaire végétatif de cette troisième feuille, alors que dans les secteurs végétatifs comme dans la portion purement végétative basale de la pousse, les bourgeons axillaires restent dormants. Nous avons observé la même anomalie chez un Stapelia mutabilis (fig. 118), espèce chez laquelle n'apparaissent pas d'orthostiques inflorescentielles puisque la mise à fleur n'a lieu qu'à un seul niveau pour une pousse d'un ordre donné.

L'apparition d'une feuille dans un secteur inflorescentiel peut inversement se produire à l'occasion du retour pour le méristème terminal à un fonctionnement purement végétatif après une période de fonctionnement mixte. Ainsi, chez un Asclepias angustifolia (fig. 119), pour lequel les secteurs foliaires et inflorescentiels se répartissent de la même façon que chez le Vincetoxicum officinale, le dernier niveau mixte est souvent suivi d'un niveau à trois feuilles dont l'une présente trois caractères qui l'apparentent à une bractée : son placement sur une orthostique inflorescentielle, le développement important de son bourgeon et sa position sur un hypophylloclade.

Pour ces trois cas, les anomalies décrites, outre qu'elles constituent un élément de démonstration de la nature axillaire des inflorescences "extra-axillaires" (voir plus loin), s'interprètent aisément dans l'idée d'une mise à fleur inachevée dont on constate qu'elle a lieu à l'occasion de l'installation d'un fonctionnement mixte (Vincetoxicum officinale) ou inversement à celle d'un retour à un fonctionnement purement végétatif du méristème terminal (Asclepias angustifolia).

### III. DISCUSSION

1°) Il existe chez les Apocynacées et Asclépiadacées des formations particulières qui doivent ou peuvent être interprétées comme issues de l'interruption d'une mise à fleur à une phase plus ou moins précoce du développement. Ces formations sont soit des organes très spécialisés comme le sont les épines ramifiées des Carissa, soit des rameaux latéraux fonctionnant comme "articles de remplacement" chez les espèces cons-

-truites comme les Rauwolfia vomitoria et Tabernaemontana dichotoma, soit plus simplement des feuilles apparaissant dans des secteurs inflorescentiels chez des Asclépiadacées.

2°) En tenant compte des faits existant chez le Carissa (bourgeons anticipés volumineux et très précoces, emportant la quasi totalité d'un méristème terminal qui cesse simultanément son fonctionnement) et chez le Tabernaemontana dichotoma ("mise à fleur" commençante marquée simplement par la formation de rameaux végétatifs, ceci dès une phase précoce du développement de la plantule), nous pensons qu'il est parfaitement plausible de considérer des exemples tels que celui du Mirabilis jalapa comme des cas dérivés d'une mise à fleur immédiatement interrompue.

3°) Il reste à ordonner les divers exemples précédents entre eux et par rapport à l'ensemble des possibilités d'arrêt ou de déviation de la mise à fleur qu'on peut rencontrer, en essayant d'adopter un mode d'expression qui se rapproche le plus possible des conceptions morphogénétiques actuelles.

Ceci implique d'abord que nous rappelions les principales étapes que parcourt un méristème terminal caulinaire lorsqu'il est directement soumis à la mise à fleur ; nous distinguerons le maximum d'étapes suivantes, qui représente le programme des transformations liées à l'évolution biochimique des constituants apicaux : au-delà du niveau purement végétatif, une phase de "pousses de renfort" est caractérisée par l'élaboration de rameaux latéraux à base végétative et sommet reproducteur ; il lui succède une phase d' "inflorescences de renfort" au cours de laquelle les rameaux latéraux reproduisent directement le type d'organisation qui caractérise l'ensemble de la phase suivante sur l'axe principal ; cette dernière, dite inflorescence terminale, se définit par l'évolution directe de ses bourgeons latéraux en méristèmes floraux ; enfin une quatrième phase voit des pièces florales se construire à même le méristème caulinaire principal, avec par conséquent formation d'une fleur terminale.

Bien entendu, les choses ne se passent pas toujours avec autant de netteté, parceque le passage d'un état au suivant peut être très progressif, en variation continue, ce qui pose alors des problèmes de délimitation entre chaque phase ; mais ceci n'altère pas la réalité de la transformation avec passage, à un moment donné, par la manifestation typique de chacune des phases reconnues. Une difficulté plus importante provient du fait que sur la plante ramifiée dès la base, par exemple, les rameaux latéraux du niveau végétatif peuvent acquérir une certaine autonomie et subir pour leur propre comp-

-te la mise à fleur ; dans ces conditions il devient délicat de différencier un niveau végétatif à rameaux latéraux finalement florifères et un niveau à pousses de renfort, mais cette difficulté est inhérente à la notion de pousse de renfort.

Enfin, la distinction entre phases successives, fondée ici essentiellement sur le devenir des bourgeons latéraux, peut être rendue moins commode lorsqu'aucun autre caractère ne se surajoute à la transformation principale (longueur des entrenoeuds, aspects foliaires, etc).

Par ailleurs, toutes les plantes ne passent pas nécessairement par l'ensemble des étapes précédentes ; suivant les espèces ou suivant les conditions ambiantes, une ou plusieurs étapes intermédiaires seront éventuellement absentes, le terme extrême de la simplification étant la transformation brutale du méristème végétatif en méristème floral : la succession V-PR-IR-IT-FT se réduit alors à V-FT.

L' inachèvement du programme d'évolution ontogénique jusqu'à l'accomplissement de l'organogenèse des pièces sexualisées (étamines et carpelles) peut se manifester sous deux aspects : avortement pur et simple, à un stade plus ou moins précoce au cours d'une phase déterminée, ou bien modification du programme ontogénique et déviation vers l'accomplissement d'un autre programme ; dans ce dernier cas, il s'agit souvent de la réapparition d'une aptitude à construire des organes végétatifs (phénomène de réversion végétative au sens large), éventuellement aussi de l'apparition d'aptitudes nouvelles, d'où résultent des organes particuliers tels que des épines, vrilles et stolons.

L'inachèvement pouvant intervenir à tout moment au cours du déroulement du programme, voici, à cet égard, les principales possibilités de localisation dans le temps pour l'interruption.

a - interruption après le début de l'initiation florale, avant l'apparition des pièces les plus apicales : fleurs stériles par absence d'étamines et de carpelles : fleurs mâles ; fleurs pleines ou prolifération centrale de la fleur ; la même interruption ou déviation pourra affecter des inflorescences très condensées "assimilables" à une fleur, c'est-à-dire pour un méristème inflorescentiel structuré et fonctionnant comme un méristème floral : c'est en particulier le cas de la formation des bulbilles du Poa bulbosa variété vivipare pour lequel chaque épillet montre une base à conformation normale

avec les glumes stériles 1 et 2, puis une zone avec encore des glumes caractérisées, mais stériles et enfin une zone à glumes toujours stériles, mais ressemblant de plus en plus, le long de cette portion, à des feuilles végétatives.

b - interruption tout au début de l'initiation florale, après la phase d'inflorescence terminale : avortement ou absence totale de primordium floral (cas particulièrement fréquent pour la première fleur des cymes bipares ; cas du Mirabilis jalapa, cas du Carissa macrocarpa) ; organe stérile remplaçant la fleur terminale ou réversion végétative.

c - interruption au cours de la phase d'inflorescence terminale : cette interruption peut se présenter comme un avortement de l'axe inflorescentiel, par exemple chez le Juncus supinus dont le glomérule terminal comporte quelques fleurs axillaires de bractées puis des bractées stériles avant l'avortement du méristème d'inflorescence. Il y a possibilité supplémentaire, pour la même espèce, d'une réversion végétative : dans son aspect habituel (fig. 120), la plante présente une touffe de feuilles basales, puis une pousse longue dressée à feuilles de plus en plus réduites et terminées par un glomérule de fleurs ; à l'aisselle des feuilles sous-jacentes se développent des inflorescences de renfort ; dans certains cas (fig. 121), cette pousse longue fertile est rampante, stolonifère et tous les glomérules, ceux terminant les axes et ceux nés latéralement sur les axes des inflorescences de renfort montrent une réversion avec une ou deux fleurs axillaires puis des bourgeons végétatifs à la place des fleurs ; au niveau de ces touffes apparaissent des racines adventives.

Le comportement est le même pour un Chlorophytum comosum au niveau de l'inflorescence\* caractérisée, bractées et cymes unipares axillaires, suivie d'une portion typiquement végétative à feuilles non séparées par croissance intercalaire ; l'enracinement au niveau de cette rosette de feuilles indique que là encore, comme chez le Juncus supinus, la réversion se fait au profit d'une multiplication végétative.

d - interruption avant la genèse de l'inflorescence ou de la fleur terminale, après la niveau à inflorescences de renfort : c'est le phénomène de troncature cité par Troll et plus particulièrement étudié par Sell (1968 a et b). Par rapport aux articles fertiles du Rauwolfia canescens, les articles également fertiles du R. vomitoria montrent une telle interruption. L'étude des stolons de Potentilla en fournit un autre exemple : chez le Potentilla reptans (voir Troll, 1937, p. 151), la pousse stolonifère présente \* principale avec une portion inflorescentielle

(fig. 122) une base végétative à feuilles alternes axillantes de bourgeons végétatifs, puis une zone fertile se caractérisant par la transformation florale du méristème terminal, par la morphologie des feuilles alors réduites à des bractées, par le blocage au même niveau des deux seules bractées de chaque segment du sympode, par le développement à l'aiselle de l'une des bractées d'un bourgeon végétatif habituel et à l'aiselle de l'autre bractée d'un rameau usurpateur qui fournira le segment suivant du stolon ; on peut considérer que, par comparaison avec d'autres espèces du même genre où sont construites des cymes bipares, une telle organisation chez P. reptans constitue déjà en elle-même une mise à fleur inachevée et même déviée; d'autre part, certaines pousses peuvent présenter tous les caractères des stolons fertiles, réduction des feuilles, blocage de celles-ci et construction sympodiale, mais avec avortement plus ou moins précoce de la fleur terminale : la mise à fleur est interrompue avant la transformation florale du méristème et le stolon n'est plus qu'un organe de multiplication végétative.

e - interruption au cours de la phase d'inflorescence de renfort : c'est le cas assez fréquemment observé du Rauwolfia vomitoria quand le méristème terminal d'un article fertile se parenchymatise avant de former une fleur, mais après avoir donné naissance aux branches latérales de la cyme multipare.

f - interruption juste après la construction de pousses de renfort : c'est ici que se placerait un cas comme celui des Rauwolfia lorsque les articles ne se terminent par aucune inflorescence, mais seulement des pousses végétatives, le phénomène se répétant au sommet de celles-ci. L'image fournie par les Tabernaemontana est identique.

4°) Grâce à cette succession de possibilités quant au moment du développement où intervient l'interruption ou la déviation du programme normal, nous pouvons étendre l'idée que des organes ou certaines structures ramifiées résultent d'une mise à fleur inachevée à des cas moins évidents que ne le sont certains organes particuliers élaborés par une plante déjà adulte. Il s'agit d'abord des cas où la structure ramifiée consiste purement et simplement en la création de rameaux latéraux végétatifs ; nous apportons notamment une interprétation nouvelle de l'organisation en articles telle qu'elle est fréquente chez des Apocynacées ligneuses. Il s'agit ensuite de l'apparition très précoce de ces structures au cours du développement ontogénique : la première épine des Carissa, les seconds articles des Tabernaemontana qui sont élaborés quelques noeuds seulement au-dessus du niveau cotylédonaire, le rameau de remplacement du

Mirabilis jalapa qui se construit dès après la formation du deuxième couple foliaire sur l'épicotyle, sont dans ce cas.

Il y a d'autre part un aspect particulier de l'interruption de la mise à fleur, c'est la fréquence de son caractère répétitif dans divers groupes : répétition le long d'un même axe monopodial (vrille des Ampélidacées), répétition sur chacun des segments qui se succèdent dans une suite sympodiale (épines des Carissa, articles des Tabernaemontana, etc.). Pour cela, les Apocynacées étudiées présentent un intérêt pour des recherches expérimentales destinées à confirmer ou infirmer la thèse présentée ici et, d'une façon générale, destinées à l'étude physiologique du déroulement du programme de mise à fleur.

Enfin, en tenant compte de la précocité de l'interruption ou de la déviation du programme aboutissant à la réalisation d'une structure différente de celle de l'appareil végétatif initial, en tenant compte aussi de la répétition du phénomène, on pourrait trouver un mécanisme évolutif important, faisant passer brusquement une plante d'un type morphologique donné à un type très différent. Ne pourrait-on pas concevoir par exemple que la succession des frondes d'un Lemma ait cette signification ? Il nous semble que l'étude morphologique des Lemnacees, entreprise d'ailleurs dans un cadre plus large que celui de cette seule famille, serait fructueuse si elle était entreprise dans l'idée de la possibilité d'une mise à fleur inachevée, comme explication de cette architecture végétative particulière.

#### B I B L I O G R A P H I E

- BERNIER (G.) et DATH (M.T.), 1962 - A propos de quelques cas d'apparition de fleurs le long d'entre-noeuds végétatifs ou de feuilles le long de l'inflorescence chez le Sinapis alba L. Rev. Cytol. et Biol. végét., 25, 241-252.
- BREME-KAMP (C.E.B.), 1928 - On Pseudodichotomy in Aloe transvaalensis O.KTZE. Rec. Trav. Bot. Néerl., 25, 58-81.
- BUGNON (F.), 1950 - Une variante remarquable de l'inflorescence du Polycarpon tetraphyllum L. Le Monde des Plantes, Toulouse, 276, 18-19.
- BUGNON (F.), 1953 - Recherches sur la ramification des Ampélidacées. Presses Universitaires de France, Paris.
- CHADEFAUD (M.) et EMBERGER (L.), 1960 - Traité de Botanique systématique. Masson et Cie, Paris.

- CHODAT (R.), 1907 - Principes de Botanique, Genève.
- CUSSET (G.), 1968 - Les vrilles des Passifloracées. Bull. Soc. bot. Fr., 115, 45-61.
- GOEBEL (K.), 1928 - Organographie der Pflanzen. I - Allgemeine Organographie. G. Fischer, Jena.
- HALLE (F.) et OLDEMAN (R.A.A.), 1970 - Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Coll. de Monographies de Botanique et de Biologie végétale, Masson et Cie, Paris.
- LANG (A.), 1965 - Physiology of flower initiation. Handb. der Pflanzenphysiol., 15, 1380-1536.
- NEVILLE (P.), 1958 - Contribution à l'étude de quelques types de rameaux de Gleditschia triacanthos L. Naturalia Monspeliensia, Bot., 10, 43-73.
- NOUGAREDE (A.) et RONDET (P.), 1962 - Variations morphologiques et histologiques du développement de l'Alyssum maritimum LAMK. en relation avec les conditions de culture ; essai de réversion de la phase reproductrice à la phase végétative. Rev. Cytol. et Biol. végét., 25, 209-240.
- NOZERAN (R.), 1955 - Contribution à l'étude de quelques structures florales (essai de morphologie florale comparée). Ann. Sc. nat., Bot., 1-224.
- POUX (N.), 1958 - Comportement du méristème apical de deux variétés de Blé, Triticum sativum LAMK., l'une de printemps, l'autre d'automne, semées simultanément au printemps. Rev. Cytol. et Biol. végét., 19, 273-310.
- PREVOST (M.F.), 1966 - Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. Mém. Soc. bot. Fr., 23-36.
- SELL (Y.), 1968a - La notion d'inflorescence tronquée : exemple du genre Justicia. C.R. Acad. Sc. Paris, 267, 1361-1364.
- SELL (Y.), 1968b - Les deux effets de la troncature. Généralisation de la notion d'inflorescence tronquée. Ibid., 1825-1827.
- SELL (Y.), 1969 - Les complexes inflorescentiels de quelques Acanthacées. Etude particulière des phénomènes de condensation, de racémisation, d'homogénéisation et de troncature. Ann. Sc. nat., Bot., 10, 225-300.
- TROLL (W.), 1937 - Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, 1-1, Berlin.
- TROLL (W.), 1969 - Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers, 11-1, G. Fisher, Stuttgart.
- VAN DER PIJL (L.), 1951 - On the morphology of some tropical plants : Gloriosa, Bougainvillea, Honckenya and Rottboelia. Phytomorphology, 1, 185-188.
- WIBAUT (C.), 1965 - Ontogenèse des organes végétatifs et reproducteurs du Mirabilis jalapa L. (Nyctaginacées). Rev. Cytol. et Biol. végét., 28, 43-132.



## PLANCHE XX

Fig. 113 à 116 - Diagrammes de systèmes épineux inhabituels chez le Carissa macrocarpa (pour tous ces diagrammes, les feuilles, bractées, fleurs et épines sont représentées de la façon indiquée à droite de la figure 113).

Fig. 113 - Segment de sympode avec deux couples foliaires, un premier niveau à deux bractées, B1, et un second niveau avec une bractée, B2, avant une fleur terminale ; le système épineux axillaire des B1 est inhabituel avec bifurcation et évolution de chaque branche en épine ; à l'aisselle de B2, le méristème évolue en fleur après production de deux épines.

Fig. 114 - Segment de sympode avec système épineux terminal du type "végétatif", sauf que le méristème terminal du segment, au lieu d'avorter, se transforme en fleur.

Fig. 115 - Segment de sympode portant un système épineux à deux couples de bractées et terminé par une fleur.

Fig. 116 - Système épineux terminal du type de celui de la figure 113, mais ici le méristème terminal évolue lui-même en une épine.

Fig. 117 - Diagramme des deux premiers niveaux de la portion fertile de la pousse chez un Vincetoxicum officinale : le premier niveau est normal pour une pousse mixte avec deux feuilles sur deux orthostiques inflorescentielle I ; le deuxième niveau est constitué de trois feuilles dont l'une présente deux caractères particuliers : son placement sur une orthostique inflorescentielle et le développement important de son bourgeon axillaire.

Fig. 118 - Coupe transversale dans un jeune bourgeon latéral d'un Stapelia mutabilis : chez cette espèce, l'inflorescence apparaît habituellement entre les niveaux F1 et F2 ; dans le cas présent, c'est une feuille, F'1, à bourgeon développé qui apparaît au lieu et place d'une inflorescence.

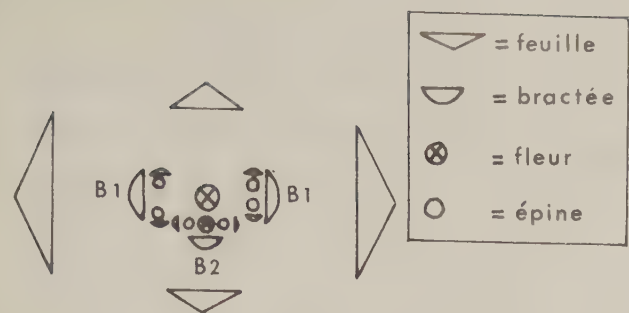
Fig. 119 - Diagramme d'une pousse d'un Asclepias angustifolia dans la zone d'un retour à un fonctionnement purement végétatif, à feuilles opposées-déussées, après une période de fonctionnement mixte avec feuilles placées sur des orthostiques foliaires, F, et inflorescences sur des orthostiques inflorescentielles, I ; entre le dernier niveau à deux feuilles et une inflorescence et le premier niveau à deux feuilles s'intercale un groupe de trois feuilles (hachurées) dont l'une présente les mêmes caractères particuliers que la troisième feuille décrite en figure 117.

Fig. 120, 121 - Aspects sous lesquels peut se présenter une pousse d'un Juncus supinus : l'aspect habituel (120) se caractérise par une touffe de feuilles basales, F, un axe dressé dont les premières feuilles sont réduites et terminé par une inflorescence principale lp en glomérule ; à l'aisselle des trois ou quatre dernière feuilles de l'axe principal se développent des inflorescences de renfort lr1, lr2 et lr3.

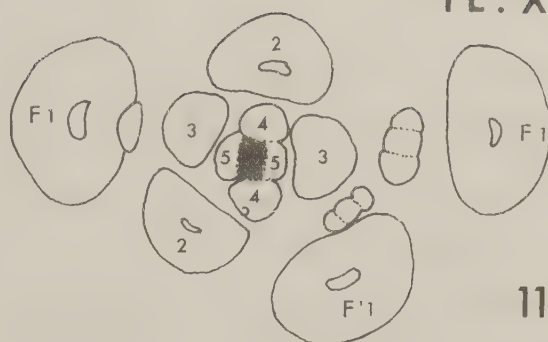
Dans certains cas (121), la portion fertile de la pousse est rampante, avec la même construction d'ensemble qu'une pousse fertile dressée, mais toutes les inflorescences portent d'abord 1, 2 ou 3 bourgeons floraux, bf, puis des bourgeons végétatifs, bv, au niveau desquels se forment des racines adventives, ra.

Fig. 122 - Extrémité d'un stolon d'un Potentilla reptans (d'après Troll, 1937) : la portion stérile du stolon porte des feuilles F alternes, ici F2 et F3 ; la feuille F3, peu éloignée de F2, est réduite et axillante d'un rameau usurpateur, car le méristème terminal est devenu floral, FL1 ; par la suite, le stolon est une succession de segments de sympode comprenant deux feuilles réduites, placées au même niveau, considérées comme les préfeuilles,  $\alpha$  et  $\beta$ , et une fleur terminale FL.

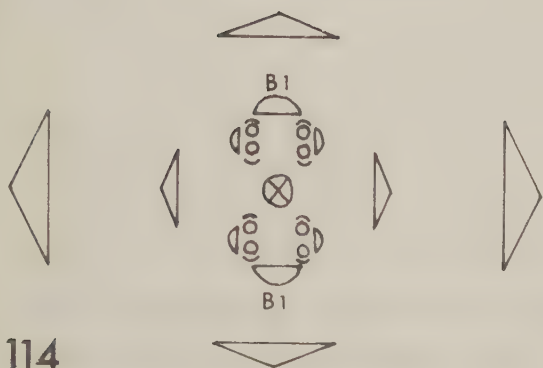
\* foliaires F et une inflorescence (pointillés) sur une orthostique



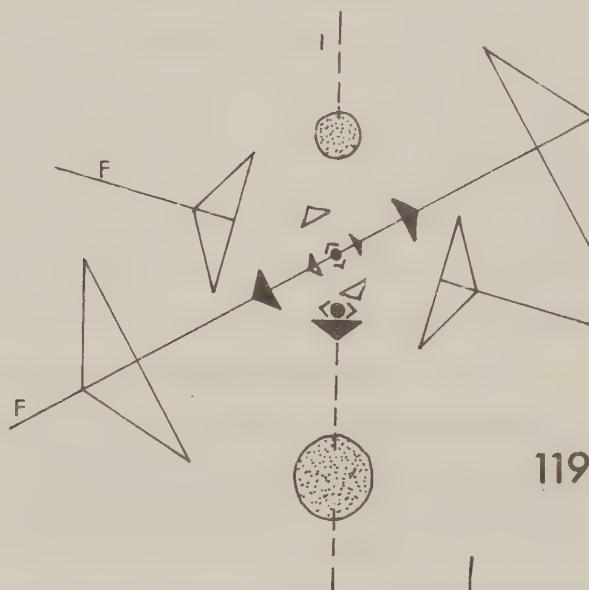
113



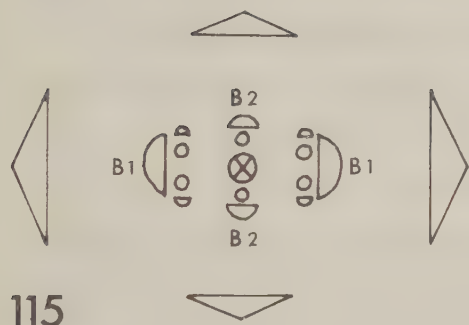
118



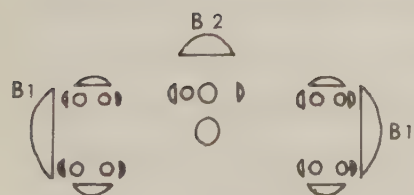
114



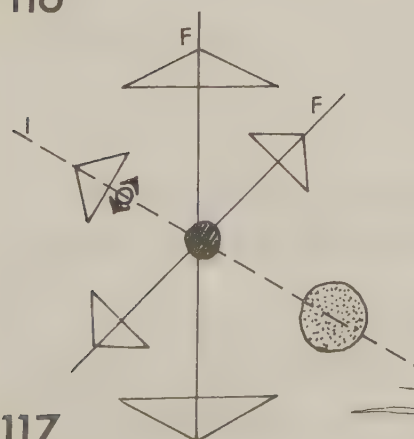
119



115



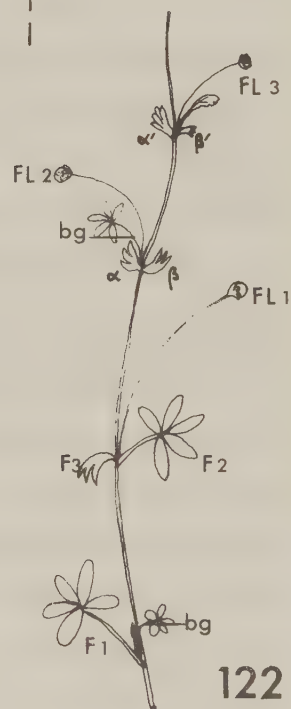
116



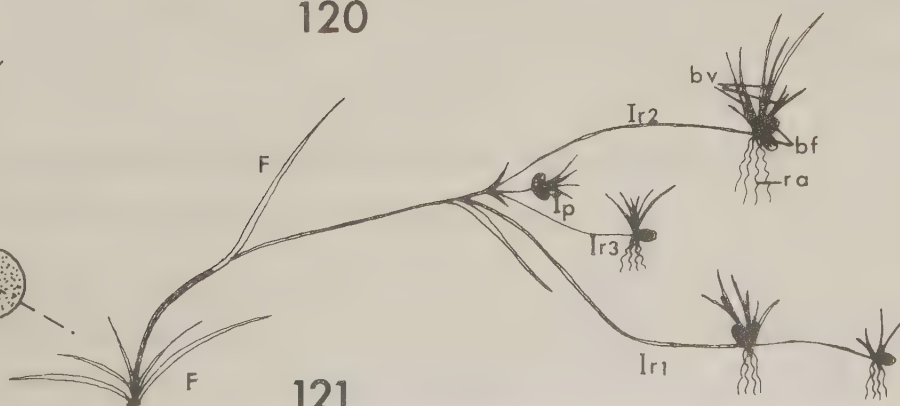
117



120



122



121

## CHAPITRE V

### LES ASCLEPIADACEES ET LA NOTION D'HELICES ORGANOGENES MATERIALISEES PAR LES COTES CHEZ LES PLANTES CACTIFORMES

XXX

Un certain nombre de genres d'Asclépiadacées ont des représentants caractérisés morphologiquement par un port cactolde, avec ensemble crassulescent, feuilles réduites et présence de côtes plus ou moins fortement saillantes. Les Stapelia sont bien connus à cet égard, mais le port cactolde se retrouve aussi chez des Caralluma, Huernia, Echidnopsis, Hoodia, Trichocaulon, Duvalia, Piранthus, Decabelone, Pectinaria, Stapelianthus, etc., appartenant tous aux Ceropegiinae et presque tous d'origine africaine.

Leur morphologie est assez variée. On sait que le type phyllotaxique fondamental chez l'ensemble des Asclépiadacées se présente sous le modèle opposé-décussé ; il ne faut donc pas s'étonner que beaucoup d'espèces cactoldes soient à quatre côtes, avec feuilles-écailles élaborées suivant le même modèle opposé-décussé. Mais d'autres dispositions existent : systèmes à 5, 6, 7, 8 côtes, systèmes à nombre de côtes beaucoup plus élevé (Hoodia, Trichocaulon). De même, la netteté des côtes est assez variable, allant d'un modèle excessivement saillant (exemple : Decabelone elegans) à des côtes peu apparentes (exemple : Piранthus parvulus) d'où une transition vers des formes à tiges simplement crassulescente, comme celle du Frerea indica ou du Ceropegia stapelii-formis.

Le système de côtes chez les plantes cactoldes a déjà fait l'objet d'interprétations dans le cadre de la compréhension des faits de phyllotaxie : Plantefol (1946-47) a rapidement envisagé le cas des Cactacées et plantes cactoldes dans son travail fondamental ; il reconnaît chez ces plantes la présence de nombreuses hélices foliaires, matérialisées par les côtes saillantes. L'argumentation qu'il utilise repose sur trois

points : l'un concerne la naissance du système de côtes à partir des cotylédons, chacun de ceux-ci étant le point de départ d'une côte qui est souvent d'abord hélicoïdale avant de se redresser en ligne longitudinale ; un autre argument a trait à la division d'une côte, qui matérialiserait la division d'un centre générateur ; enfin, l'apparition de nouvelles côtes, dépourvues de tout lien avec celles qui préexistent, serait la manifestation de l'apparition d'un nouveau centre générateur dans un espace laissé libre par les autres centres déjà en activité.

Le même auteur s'est intéressé plus spécialement aux Asclépiadacées cactiformes, en analysant les variations phyllotaxiques du Stapelia hirsuta (1956, 1961). Chez cette espèce, à quatre côtes saillantes et phyllotaxie opposée-décussée, les variations observées lors de la transformation d'une tige à quatre côtes en une tige à six côtes et le comportement de certaines pousses tératologiques l'amènent à admettre que les quatre côtes habituelles sont la matérialisation de quatre hélices foliaires redressées, avec bases foliaires soudées entre elles, et soudées à la tige. Ainsi les Asclépiadacées à port cactioïde seraient-elles bien justiciables du même type d'interprétation que les Cactacées elles-mêmes.

Jonsson (1964-1968) adopte le même point de vue à l'issue d'une étude beaucoup plus détaillée d'un très petit nombre d'espèces appartenant au genre Stapelia ; mais cet auteur n'apporte aucun argument nouveau en faveur de l'assimilation des côtes à des hélices foliaires, malgré une étude soigneuse de l'activité histo- et organo- génétique du méristème caulinaire terminal, ainsi que de la ramification des pousses fertiles ou stériles.

Loiseau (1969) aborde à nouveau le problème, en rassemblant les données des auteurs antérieurs et en ajoutant des exemples personnels. Pour lui, chez les Cactacées, "l'interprétation des côtes comme autant d'hélices foliaires redressées, s'impose de prime abord ; elle nécessite cependant une démonstration, car on pourrait objecter a priori la possibilité de soudures secondaires suivant des orthostiques, dans une disposition spiralée" (p. 41) ; la démonstration serait apportée par les faits déjà précisés par Plantefol. Pour les Asclépiadacées, Loiseau adopte le même point de vue, tout en mentionnant que des problèmes restent posés à ce sujet.

Car les Asclépiadacées posent un problème, déjà remarqué par Bugnon (1964). Nous avons rappelé plus haut le type phyllotaxique fondamental chez les espèces de

cette famille, qui est le type opposé-décussé et qu'on retrouve chez beaucoup d'Asclépiadacées cactiformes à côtes. Or une interprétation habituelle de la phyllotaxie opposée-décussée, dans le cadre de la conception des hélices foliaires multiples consiste à admettre l'existence de deux centres générateurs à propagation hélicoïdale. La même phyllotaxie se retrouvant chez des espèces de la même famille avec ou sans port cactolde, est-il vraiment logique d'adopter pour les unes l'idée de quatre centres à propagation longitudinale et synchrones deux à deux, pour les autres l'idée de deux centres à propagation longitudinale et à fonctionnement synchrone ? En se basant sur la profonde ressemblance entre les méristèmes terminaux des deux sortes d'espèces,

, ressemblance d'ailleurs

soulignée également par Jonsson, Bugnon pense qu'il n'est pas certain que les côtes aient véritablement la valeur d'hélices foliaires matérialisées.

Ainsi, de deux choses l'une : ou bien les côtes des Asclépiadacées à port cactolde sont le reflet extériorisé de centres générateurs distincts, à propagation longitudinale, ou bien elles ne correspondent qu'à une modification précoce, mais secondaire, au cours de l'organogenèse caulinaire, indépendamment des faits phyllotaxiques. Dans cette dernière éventualité, il se pourrait par exemple qu'à chaque emplacement où se construit une feuille naisse un épaissement tissulaire générateur d'une portion de côte ; les feuilles ayant une position définie les unes par rapport aux autres, suivant des orthostiques ou des spirostiques, les côtes longitudinales ou légèrement courbes ne feraient que mettre plus en évidence ces rapports secondaires entre feuilles, exactement comme le fait de tracer au crayon une ligne sous chaque feuille ferait apparaître quatre orthostiques complètes le long d'une tige non cactolde à phyllotaxie opposée-décussée.

Tel est le problème que nous avons voulu aborder à notre tour.

## OBSERVATIONS PERSONNELLES

---

### I. ETUDE MORPHOLOGIQUE DES DIFFERENTS SYSTEMES DE COTES

Nous n'insisterons guère sur le modèle le plus fréquemment réalisé (Stapelia, Caralluma, etc.) pour lequel les feuilles conservent leur situation opposée-décussée originelle tout en se retrouvant alignées sur les quatre côtes, avec par conséquent alternance régulière des feuilles d'une côte et de celles de deux côtes contiguës ; nous porterons au contraire une attention spéciale aux modifications de ce type, qu'elles soient fugaces ou qu'elles aboutissent à la réalisation d'un autre système stable, à nombre de côtes plus élevé, ainsi qu'aux diverses possibilités relevant directement d'un autre modèle.

#### A - LES SYSTEMES STABLES A PLUS DE QUATRE COTES.

1. A cinq côtes. Cette forme, apparaissant accidentellement chez quelques espèces, semble plus particulièrement caractériser le Huernia penzigii. Deux particularités essentielles s'y observent dans tous les cas étudiés (fig. 123) : d'une part la disposition longitudinale et d'autre part, lorsque ce système est installé de façon stable, un asynchronisme total des feuilles, qui n'a toutefois absolument rien d'anarchique puisque les appendices alternent assez régulièrement d'une côte aux deux côtes contiguës et se placent suivant une "spirale ontogénique" dextre ou sénestre.

2. A six côtes. C'est le résultat le plus fréquent des modifications individuelles stables chez les espèces à quatre, cinq et même sept côtes, sans doute parcequ'il correspond à un degré de stabilité encore supérieur aux autres. Contrairement au système précédent, il est caractérisé par des côtes longitudinales et des feuilles synchrones trois par trois, qui alternent très régulièrement d'une côte aux deux contiguës (fig. 124, Huernia schneideriana).

3. A sept côtes. Avec ce système, très fréquent chez Huernia macrocarpa, nous retrouvons un des caractères du système à cinq côtes (fig. 125) : l'asynchronisme, avec placement des feuilles sur une seule spirale ; mais, à la différence de ce système, les côtes sont le plus souvent longitudinales.

4. A huit côtes. Souvent réalisé chez l'Echidnopsis cereiformis, ce système a été observé aussi chez un autre échantillon d'Huernia Schneideriana (fig. 126) ; dans les deux cas, les feuilles, placées sur huit côtes longitudinales, sont synchrones quatre par quatre et alternent régulièrement d'une côte aux deux contiguës. Cette alternance semble donc bien être la règle chez les Asclépiadacées cactiformes, tandis que le synchronisme partiel des feuilles toutes les deux côtes ne se réalise que chez les espèces à nombre pair de côtes.

5. A nombreuses côtes. L'échantillon de Hoodia buwisis (1), représenté en figure 127, forme actuellement vingt côtes à son sommet ; il constitue un représentant très typique des espèces d'Asclépiadacées à nombreuses côtes. Les modifications spontanées qui, dans la partie visible de l'échantillon, font passer de treize à vingt côtes ont lieu à différents niveaux et si on ne peut guère parler d'un système absolument stable, du moins y a-t-il une constance dans le nombre élevé de côtes et la règle d'alternance précédemment constatée se vérifie ici encore.

Ajoutons à cet ensemble d'observations des données concernant les plantules et les bases des rameaux : les plantules montrent un hypocotyle et souvent un premier entrenoeud sans côtes avec tout au plus une section elliptique dont le grand axe est dans le plan cotylédonaire pour l'hypocotyle et dans le plan des F<sub>2</sub> pour le premier entrenoeud ; les bases des rameaux latéraux, à phyllotaxie opposée-décussée même pour les rameaux finalement à nombreuses côtes, sont également dépourvues de côte sur une portion plus ou moins longue qui correspond en général à des entrenoeuds notablement allongés.

Nous retiendrons les points suivants :

a - En plus de l'image connue des plantes à quatre côtes, certaines des modifications du système opposé-décussé aboutissent à une structure stable à peu près caractéristique de l'espèce : cinq chez Huernia penzigii, six chez Huernia schneideriana, sept pour Huernia macrocarpa, huit pour Echidnopsis cereiformis, n pour des Hoodia, des Trichocaulon, etc. (voir aussi K. Schumann, 1895 et P. Choux, 1932).

---

(1) Espèce provenant du Jardin Botanique de Munster et dont la détermination n'a pas pu être vérifiée.

Mais d'autres modifications spontanées sont moins stables ou réalisent des états intermédiaires, ce qui permet de déterminer les caractères liés à un système donné : chez un Stapelia atrata, par exemple, qui passe provisoirement dans le système cinq (fig. 128), les côtes deviennent hélicoïdales à ce niveau et les feuilles asynchrones, disposées sur une "spirale ontogénique" ; chez un Huernia penzigii, qui passe du type cinq au type six, les côtes se redressent et les feuilles deviennent synchrones trois par trois (cf Plan-  
tefol, 1956, 1961) ; chez un Huernia schneideriana (fig. 129), exceptionnellement installé dans un système à sept, le retour à six côtes s'accompagne d'un retour au synchronisme des feuilles trois par trois.

b - Dans un système stabilisé, <sup>l'alternance</sup>  $\frac{V}{2}$  des feuilles d'une côte aux deux contiguës est toujours respecté ; mais elle se réalise de façon variable quant aux rapports chronologiques : chaque fois que le système comprend un nombre pair de côtes, il y a synchronisme de deux en deux et formation par conséquent de verticilles comprenant un nombre d'appendices qui est la moitié du nombre des côtes ; lorsque le système a un nombre impair de côtes, il y a asynchronisme général, avec disposition des feuilles sur une "spirale ontogénique" ; le long de cette spirale, les feuilles se placent à  $\frac{2}{7}$  de circonférence les unes des autres, chez les espèces à sept côtes longitudinales, à un peu moins de  $\frac{2}{5}$  de circonférence ( $139^\circ$  pour l'échantillon de la figure 123), chez les espèces à cinq côtes hélicoïdales.

## B - MODIFICATIONS DANS LE SYSTEME DES COTES.

1. Modalités de la variation numérique. Les modifications observées, qui sont à l'origine de l'augmentation ou de la diminution du nombre des côtes sont les suivantes :

1a. Dédoublement. Cette tendance peut n'être que temporaire (exemple : Echidnopsis archeri, fig. 130) ; mais le plus souvent, un premier dédoublement appendiculaire aboutit à l'individualisation de deux côtes. L'alternance nécessaire qui doit s'établir entre elles pour respecter la règle générale s'installe soit par décalage progressif entre les feuilles correspondantes (Hoodia buwisis, fig. 127), soit par un décalage immédiat, dès les deux premières feuilles, chez les espèces à petit nombre de côtes.

1b. Intercalation. Il y a apparition d'une côte néoformée, généralement entre deux autres issues d'un dédoublement. Le phénomène intervient aussi bien chez

les espèces à nombre de côtes élevé (Hoodia buwisis, fig. 127b) que chez celles à nombre de côtes plus faible (Huernia schneideriana, fig. 124).

1c. Disparition. La disparition d'une côte semble correspondre à un phénomène de compensation à l'individualisation d'une côte nouvelle (fig. 130), mais aussi, parfois, à un phénomène apparemment isolé (fig. 129).

Dans la plupart de toutes ces possibilités de modifications numériques, l'alternance entre pièces de côtes contiguës est installée d'emblée, mais suivant plusieurs processus :

- l'augmentation d'une seule unité, par dédoublement, se traduit par l'alternance immédiate entre les deux nouvelles côtes ; une telle modification, observée seulement à l'occasion du passage d'un système pair au système impair immédiatement supérieur, s'accompagne également de la transformation générale du synchronisme partiel en asynchronisme appendiculaire total (fig. 123, 128 et 125).
- l'augmentation de deux unités, par dédoublement d'une côte et intercalation d'une autre côte entre les deux branches, place d'emblée les feuilles dans les rapports chronologiques qui caractérisent le système final de la pousse : si le système doit rester pair, avec donc feuilles synchrones de deux en deux, les deux premières feuilles issues du dédoublement sont déjà synchrones (fig. 124, 126) ; si le système doit devenir impair, avec donc asynchronisme général, les deux premières feuilles issues du dédoublement sont déjà asynchrones (fig. 125, 131).

A l'opposé de tous ces exemples, où le décalage entre les feuilles des deux côtes provenant d'un dédoublement est nul ou maximum d'emblée, les cas à décalage progressif entre les feuilles "soeurs" dans un dédoublement n'ont été reconnus que chez le Hoodia buwisis, à nombreuses côtes.

## 2. Modifications spontanées liées à l'apparition d'une inflorescence.

Il y a d'évidentes relations entre le lieu d'apparition d'une inflorescence et les modifications phyllotaxiques.

2a. Très souvent, chez les Stapelia par exemple, c'est juste au-dessus du niveau à inflorescence que les quatre côtes opposées deux à deux subissent une légère déviation commune (fig. 132) ; la perturbation est spécialement évidente quand il y a un grand nombre d'inflorescences pour une seule pousse, ce que l'on observe chez les espèces à nombreuses côtes ; c'est ainsi que dans un échantillon de Trichocaulon

pedicellatum (fig. 133), les secteurs dépourvus d'inflorescences sont ordonnés en côtes longitudinales alors que les secteurs munis d'inflorescences ont leurs côtes bouleversées jusqu'à donner l'apparence d'une disposition phyllotaxique anarchique.

2b. Il y a généralement superposition entre lieu de mise à fleur et portion de la pousse la plus modifiée ; ce qui se perçoit nettement chez le Huernia schneideriana par exemple, où l'inflorescence unique est abaxiale et où c'est la côte abaxiale qui subit d'habitude un dédoublement avec intercalation (fig. 131) ; si par exception l'inflorescence est adaxiale, c'est la côte adaxiale qui présente la transformation par dédoublement et intercalation.

2c. Une relation différente existe chez Huernia penzigii mentionné plus haut comme étant construit d'habitude sur le type à cinq côtes : chaque fois que l'inflorescence est placée à droite de la feuille la plus proche (F<sub>2</sub>), les cinq côtes hélicoïdales sont sénestres et inversement (fig. 123).

Par ailleurs, on remarquera que l'inflorescence apparaît le plus souvent en dehors du système des côtes ; les petites inflorescences de l'Echidnopsis cereiformis (fig. 134) en sont un bon exemple. A titre exceptionnel, les inflorescences ont leur insertion dans la suite normale des appendices le long d'une côte (disposition parfois réalisée chez le Trichocaulon pedicellatum, fig. 135).

Mais la naissance hors du système des côtes n'exclut pas la réalisation d'un couplage avec l'une des feuilles d'une côte, ce qui est tout à fait courant (fig. 136) et ceci est également le dispositif réalisé chez beaucoup d'Asclépiadacée non cactiformes, où l'inflorescence latérale interpétiole se trouve rapprochée d'une des feuilles insérées au même niveau.

## C - PARTICULARITES PHYLLOTAXIQUES LONGITUDINALES OU HELICOÏDALES.

Un certain nombre de faits concernant la phyllotaxie ont été mis en évidence à l'occasion des observations rappelées ci-dessus, matérialisant l'existence de phénomènes strictement longitudinaux ou nettement hélicoïdaux. Ces faits sont évidemment à connaître pour la discussion à venir.

1. Il y a d'indiscutables phénomènes longitudinaux. En lui-même, le système des côtes est déjà l'un de ces phénomènes. En outre, lorsque comme chez le Hoodia buwisis représenté en figure 127, le dédoublement d'une côte est suivi d'une installation progressive de l'asynchronisme, celle-ci s'effectue suivant une direction longitudinale d'autant plus apparente que les côtes voisines ne manifestent aucun changement. Le cas exceptionnel d'un dédoublement appendiculaire perceptible sur deux niveaux consécutifs superposés, encadrés de chaque côté par une côte non modifiée et précédant une bifurcation de la pousse est une autre manifestation d'un phénomène longitudinal (Stapelia hanburyana, fig. 137).

2. S'ajoutant au dispositif des côtes, les phénomènes hélicoïdaux sont d'une part beaucoup plus variés dans leur nature que les phénomènes longitudinaux et d'autre part, si pour certains d'entre eux ils apparaissent secondaires parceque localisés sur une faible portion de pousse, ils peuvent aussi constituer une particularité installée sur une longueur appréciable de la pousse.

2a. Les phénomènes hélicoïdaux "secondaires" consistent d'abord en une déviation brusque d'une côte, déviation qui se reproduit dans les côtes voisines suivant une parastique de contact dextre ou sénestre ; dans un certain nombre de cas, le décrochement est en relation avec l'apparition ou la disparition (fig. 138, fig. 129) d'une côte et s'atténue au fur et à mesure que la côte considérée est plus éloignée du point de variation numérique. Le phénomène hélicoïdal pourrait ainsi être considéré comme un phénomène secondaire, surajouté à un dispositif phyllotaxique fondamentalement longitudinal.

Des phénomènes hélicoïdaux de même type s'observent ensuite en l'absence de variation numérique apparente et qui, par surcroît, se perpétuent longuement ; c'est ce que nous avons noté pour un échantillon de Duvalia corderoyi (fig. 139), dont les quatre côtes sont d'abord régulières, puis où il apparaît un décrochement qui se répète dans chaque côte, toutes les deux feuilles ; l'ampleur du décrochement augmente progressivement puis se stabilise sur une certaine hauteur de pousse avant que ne s'installe un système à cinq côtes hélicoïdales. Ainsi se trouvent matérialisées deux parastiques de contact dextres ; en outre, il y a un léger asynchronisme, la feuille non décalée d'une paire étant insérée un peu plus haut que l'autre. Nous avons observé la même particularité le long de certaines pousses de Caralluna plicatiloba et de Luckhoffia beukmanii avec, pour le cas de cette dernière espèce, la répétition du décrochement toutes les

trois feuilles le long de chaque côte.

Quelques exemples différents montrent encore des faits hélicoïdaux : sur la pousse de Stapelia atrata représentée en figure 128, il y a rapprochement transversal des deux feuilles d'une paire, et variation hélicoïdale du phénomène, matérialisant deux parastiques de contact ; la variation angulaire se double d'un léger asynchronisme suivant le même mouvement hélicoïdal. Pour un échantillon de Stapelia variegata (fig. 140), primitivement à quatre côtes et qui se stabilise à six côtes, la zone de transition comprend des "verticilles" de trois feuilles légèrement asynchrones et l'inférieure dans chaque groupe se retrouve d'un verticille au suivant le long d'une parastique de contact sénestre.

Enfin, une image hélicoïdale est liée à la position des inflorescences chez de nombreux Stapelia : celles-ci se trouvent souvent placées le long d'une ligne hélicoïdale virtuelle qui joindrait une feuille à la feuille contiguë du verticille suivant ; l'image hélicoïdale est d'autant plus marquée que les aisselles des deux feuilles montrent des rameaux végétatifs bien développés alors que dans les autres portions de la pousse les bourgeons axillaires sont dormants ; cette courte ligne hélicoïdale est donc jalonnée de trois rameaux, deux végétatifs et un inflorescentiel (fig. 141).

2b. Des phénomènes hélicoïdaux plus durables qui nous sont connus, nous ne retenons pour l'instant que le cas indiscutable où il y a anisocladie hélicoïdale : cette anisocladie qui est pratiquement la règle dans les pousses végétatives des Asclépiadacées non cactiformes n'apparaît que rarement chez les espèces cactoides de la famille ; nous la notons cependant chez deux Caralluma (C. lavroni et C. joannis) et chez Edithcolea grandis. Le fait est d'importance quand il s'agit de déterminer si une espèce à quatre côtes, par exemple, est construite à partir de quatre hélices organogènes redressées ou de deux hélices à parcours effectivement hélicoïdal ; nous y reviendrons dans la discussion.

## II. FONCTIONNEMENT MERISTEMATIQUE ET MODE D'APPARITION DU SYSTEME DES COTES.

### A - STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DU MERISTEME CHEZ LE STAPELIA MUTABILIS.

Chez cette espèce, le système des côtes est bien apparent et correspond à

la phyllotaxie habituelle opposée-décussée.

Le fonctionnement du méristème terminal au cours d'un plastochrone est le suivant, d'après l'examen de coupes transversales sériées : très peu de temps après l'individualisation d'un couple de primordiums foliaires (avec anisophyllie assez accentuée), le méristème résiduel (fig. 142) a la forme d'une masse presque tabulaire, d'environ sept cellules protodermiques suivant l'ancien grand axe d'élongation et cinq ou six dans la direction perpendiculaire ; dans ce protoderme, on note encore des alignements cellulaires dans le sens de l'ancienne direction d'élongation dominante. En profondeur, la masse méristématique est pratiquement inactive, contrairement à la masse des deux primordiums en surrection.

Un peu plus tard (fig. 143), le méristème résiduel commence à connaître à nouveau une certaine activité de reclouonnement, avec orientation préférentielle des mitoses déjà dans le sens du futur grand axe, perpendiculaire au précédent. Le délai d'inactivité du méristème résiduel est donc bref ; pourtant il paraît relativement prolongé, avec fonctionnement syncopé, à cause de la différence considérable dans l'intensité de la croissance entre le méristème et les nouveaux primordiums ; ces derniers, en effet, sont à évolution très rapide.

Puis, pendant que ces primordiums continuent leur croissance rapide, avec passage au stade d'ébauche appendiculaire, le méristème caulinaire amorce un changement de forme et de dimensions plus accentué (fig. 144 et 145) ; il devient nettement plus convexe, ses cellules constitutives sont plus colorables, les mitoses plus nombreuses ; ces dernières, à orientation unidirectionnelle dominante, fournissent des files cellulaires bien marquées, au nombre d'une quinzaine environ et c'est dans la masse ainsi étirée, active, que va avoir lieu l'initiation du couple foliaire suivant (fig. 146), de telle façon que les deux tiers environ de l'ensemble de la masse méristématique vont participer à la construction des initiums, le dernier tiers, médian, fournissant le nouveau méristème résiduel ; la succession des phases d'aire minimale et d'aire maximale est donc réalisée suivant des modalités très habituelles.

Un certain nombre de données complémentaires sont fournies par l'examen des coupes longitudinales sériées correspondantes. La figure 147 montre l'état de l'apex tout au début de la phase de récupération d'activité avec surrection des primordiums déjà devenues ébauches E<sub>2</sub> ; il y a une zonation très marquée dans le sens surface-

profondeur, avec une tunica à quatre couches cellulaires et un corpus amygdaloïde, les cellules constitutives de ces deux territoires ayant de gros noyaux à nucléoles bien colorables ; par contre il n'y a pas encore d'indication bien nette d'une éventuelle distinction entre un territoire sommital et des territoires latéraux, l'ensemble étant cytologiquement homogène bien qu'activé.

La pleine période de reprise d'activité mitotique intense correspond au stade représenté en figure 148 ; dans l'ensemble tunica plus corpus, en section longitudinale passant par le plan médian des dernières feuilles constituées, on compte par exemple six à sept mitoses sur une seule coupe. Il n'y a pas encore de zonation distincte dans le sens sommital-latéral, mais il est bien évident qu'il faut à partir de ce stade étudier des coupes longitudinales passant par le plan perpendiculaire, puisque c'est dans ce plan qu'apparaîtra le couple foliaire suivant. Il en est ainsi pour la figure 149 ; on y voit le début de croissance du méristème terminal au-dessus du niveau des  $F_2$ , l'acquisition d'une forme bien convexe ; le nombre de cellules protodermiques est déjà passé de cinq à six en phase d'aire minimale à une vingtaine dans la direction d'élongation horizontale. Une légère différence de colorabilité et de localisation des mitoses commence alors à devenir perceptible, au profit des territoires axial et latéraux du corpus.

Au stade suivant, l'activité s'accroît considérablement et le méristème acquiert de ce fait une forme tabulaire en surélévation (fig. 150) : l'élargissement est dû à une forte activité de recloisonnement dans les territoires latéraux alors hyperméristématiques tandis que dans les assises tunicales axiales apparaît une légère diminution dans l'état méristématique des cellules ; le rehaussement est le résultat d'une accentuation de l'activité amorcée au stade précédent : nombreuses mitoses, essentiellement périclines, dans le corpus profond ; très forte accumulation de matériel cellulaire dans les zones latérales avec déjà une orientation privilégiée pour les recloisonnements également périclines et atteignant finalement la deuxième assise tunicale. On est ainsi arrivé à la phase d'initiation pour les  $F_1$ , en période d'aire maximale. Il y a alors jusqu'à une quarantaine de cellules protodermiques par coupe axiale, dont une dizaine pour la portion la plus sommitale.

Le soulèvement générateur du couple appendiculaire met un terme à la phase d'aire maximale. Dans l'ensemble, le soulèvement appendiculaire se réalise de telle façon (fig. 151) que la base d'insertion des jeunes primordiums est sensiblement horizontale et qu'en tout cas la direction de croissance à l'intérieur de l'appendice même sera

pratiquement verticale. Il en résulte qu'une partie basale du territoire latéral actif ne fournira pas d'éléments à l'appendice proprement dit, mais représentera du matériel évoluant vers la condition caulinaire.

Au stade de la figure 151, le méristème résiduel est bien limité au-dessus d'une masse parallélépipédique en différenciation correspondant au niveau nodal des  $F_1$  et entre les deux ébauches  $F_1$  en surrection ; dans cette masse résiduelle, bien que l'état méristématique soit peu accentué, une activité diffuse de recloisonnement assure le retour au stade dont nous étions parti.

En résumé, le méristème caulinaire générateur de pousses cactolides chez une Asclépiadacée du type Stapelia passe par les phases habituelles du déroulement d'un plastochrone : périodes d'aires minimale et maximale, réapparition progressive d'une activité de synthèses et de divisions cellulaires dans la partie latérale du méristème, distinction des deux types de zonation (tunica-corpus et territoire sommital-territoires latéraux), soulèvement appendiculaire au niveau d'une partie importante du territoire en initiation, etc.

## B - ETUDE DU MODE D'APPARITION DU SYSTEME DES COTES.

On peut sinon tout expliquer de la formation des côtes, du moins apporter des précisions sur les modalités de leur apparition en suivant, sur des coupes transversales et longitudinales sériées, l'évolution du noeud d'insertion d'un couple appendiculaire donné lorsque l'activité du méristème caulinaire le fait passer du niveau  $F_n$  à  $F_{n-1}$ ,  $F_{n-2}$ , etc.

Cependant pour mieux comprendre le processus qui caractérise la condition cactolide, nous examinerons l'évolution de ces niveaux pour des espèces sans côtes, à phyllotaxie opposée-décussée, l'une charnue, Sarcostemma viminalis, l'autre à morphologie caulinaire plus habituelle, Asclepias incarnata.

Chez l'Asclepias incarnata, de façon fort précoce, dès le stade  $P_1$ , le niveau nodal se caractérise non seulement par l'importante élongation horizontale dans le plan médian appendiculaire, mais par un élargissement notable des espaces interfoliaires ; ainsi se trouve réduite dès l'origine la différence entre le plus grand et le plus petit rayon grâce à une croissance effective de ce dernier dans la périphérie

interpétioilaire ; ce type de forme, elliptique, ne va subir aucun changement au niveau nodal. Le tableau Ia et les graphiques de la figure 152a indiquent l'évolution des diverses valeurs numériques pour un même nœud foliaire passant de l'état E<sub>1</sub> à F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub>, etc. :

|    | Grand rayon        |                  | Petit rayon        |                  |
|----|--------------------|------------------|--------------------|------------------|
|    | Nombre de cellules | Dimensions en mm | Nombre de cellules | Dimensions en mm |
| E1 | 14                 | 0,07             | 8                  | 0,04             |
| F2 | 27                 | 0,13             | 16                 | 0,08             |
| F3 | 37                 | 0,21             | 23                 | 0,13             |
| F4 | 44                 | 0,33             | 26                 | 0,19             |
| F5 | 54                 | 0,50             | 35                 | 0,30             |
| F6 | 61                 | 0,75             | 40                 | 0,40             |

|   | Grand rayon        |                  | Petit rayon        |                  |
|---|--------------------|------------------|--------------------|------------------|
|   | Nombre de cellules | Dimensions en mm | Nombre de cellules | Dimensions en mm |
| 1 | 15                 | 0,08             | 12                 | 0,05             |
| 2 | 25                 | 0,11             | 17                 | 0,09             |
| 3 | 26                 | 0,20             | 19                 | 0,15             |
| 4 | 32                 | 0,30             | 27                 | 0,20             |
| 5 | 39                 | 0,43             | 31                 | 0,30             |

Tableau Ia : Asclepias incarnata (nœuds)    Tableau Ib : Asclepias incarnata (entrenœuds)  
il y apparaît qu'en ce qui concerne le matériel cellulaire, la différence entre le plus grand et le plus petit rayon nodal augmente régulièrement ; jusqu'au niveau F4, l'accroissement dimensionnel est proportionnel à l'augmentation du nombre de cellules, puis l'auxésis prend une part notable à cette croissance, mais si l'ensemble des deux phénomènes accroît les dimensions de l'ellipse, celle-ci reste inchangée en valeur relative.

Chez le Sarcostemma viminale, le niveau P1 est du type de celui décrit pour l'Asclepias incarnata avec primordiums foliaires, matériel cellulaire dans les espaces interfoliaires et donc section elliptique du niveau d'insertion. Le tableau II et les graphiques de la figure 153 font apparaître deux différences essentielles avec

|    | Grand rayon        |                  | Petit rayon        |                  |
|----|--------------------|------------------|--------------------|------------------|
|    | Nombre de cellules | Dimensions en mm | Nombre de cellules | Dimensions en mm |
| E1 | 14                 | 0,09             | 7                  | 0,05             |
| F2 | 28                 | 0,19             | 22                 | 0,14             |
| F3 | 57                 | 0,85             | 45                 | 0,85             |

Tableau II :  
Sarcostemma  
viminale (nœuds)

le cas précédent : l'importance de l'activité de croissance par mérésis, pratiquement de même ampleur suivant les deux rayons ; les modalités d'intervention de l'auxésis, précoce, rapidement très importante, car la tige est charnue, et surtout à l'origine, dès F3, d'une égalisation dimensionnelle des deux rayons. La seule mérésis amène déjà à une correction de la forme elliptique vers une forme circulaire ; l'auxésis achève cette évolution.

Remarquons que la rapidité de cette évolution chez le Sarcostemma viminalis est liée au fait que, chez cette espèce, le plastochrone est long et donc que le niveau F2 par exemple est plus âgé que le même niveau chez un Asclepias incarnata. Il n'en reste pas moins que l'égalisation précoce des deux rayons, qui apparaît comme un phénomène de "compensation" à la déformation nodale originelle a lieu chez une espèce dont les entrenoeuds sont à section parfaitement circulaire ; plus précisément, on constate que l'accroissement intercalaire longitudinal se fait à partir d'un ensemble cellulaire déjà cylindrique.

Le processus doit être différent chez un Asclepias incarnata où n'apparaît pas de "compensation" au niveau nodal et où cependant la tige est à section cylindrique. Le tableau IB et les graphiques de la figure 152b représentent, pour la même série de coupes que celles à l'origine du tableau Ia et de la figure 152a, l'évolution des mêmes valeurs numériques prises cette fois dans la zone moyenne de chaque entrenoeud : on constate que l'accroissement est moins important que pour les niveaux d'insertion supérieurs correspondants en valeurs absolues et aussi en valeurs relatives ; les différences entre plus grand et plus petit rayon sont moins importantes et elles le seront de moins en moins. En somme, à la différence du Sarcostemma viminalis, la "compensation" est plus progressive : elle commence dès le deuxième entrenoeud à partir duquel l'accroissement du petit rayon est relativement plus important que celui du grand rayon.

Notons toutefois que les mesures concernant l'évolution des entrenoeuds de l'Asclepias ne constituent effectivement qu'une moyenne, car on constate à partir du quatrième entrenoeud que si sa section supérieure, sous les F4, est très nettement elliptique, sa portion inférieure, au-dessus des F5, est parfaitement circulaire avec modification progressive de cette forme le long de l'entrenoeud.

Quel est par différence le processus qui caractérise la condition cactolde avec installation d'un système de côtes ? Nous pouvons reprendre l'exemple du Sta-

-pelia mutabilis pour lequel nous connaissons déjà la morphologie du noeud E1 au début de son individualisation : il s'agit d'une masse tabulaire grossièrement parallélipédique, dont les deux tiers latéraux correspondent aux bases des primordiums et le tiers central au méristème résiduel de la phase d'aire minimale. On constate donc qu'il y a bien une importante élongation horizontale dans le plan médian appendiculaire (par ailleurs de même intensité exactement que chez un Asclepias), il n'y a pas d'élargissement notable des espaces interfoliaires. L'évolution d'un tel niveau nodal se caractérise par une exagération de ce type de forme, mais elle se complique du fait que le même phénomène se produit dans le plan transverse pour les couples foliaires décussés et cela de telle façon qu'au niveau d'un seul noeud n apparaît un accroissement horizontal dans le plan des  $F_n$ , mais aussi un accroissement dans le plan perpendiculaire correspondant aux  $F_{n+1}$ . Cette particularité oblige, pour établir le tableau III et les graphiques de la figure 154, à considérer l'évolution des valeurs de trois rayons : un grand rayon dans le plan des feuilles du niveau considéré, un rayon moyen dans le plan perpendiculaire et un petit rayon, le long de la bissectrice des deux rayons précédents (on remarque d'ailleurs qu'aux premiers stades le rayon moyen est inférieur au petit rayon, ce qui traduit d'ailleurs la section rectangulaire du méristème résiduel).

Assez rapidement, la mérésis puis l'auxésis à partir du niveau F4 amènent à une différence marquée entre ces trois rayons. Malgré les apparences, liées à des valeurs absolues plus fortes chez le Stapelia, il y a peu de différence entre cette espèce

|    | Grand rayon        |                  | Rayon moyen        |                  | Petit rayon        |                  |
|----|--------------------|------------------|--------------------|------------------|--------------------|------------------|
|    | Nombre de cellules | Dimensions en mm | Nombre de cellules | Dimensions en mm | Nombre de cellules | Dimensions en mm |
| E1 | 13                 | 0,08             | 5                  | 0,04             | 6                  | 0,05             |
| F2 | 24                 | 0,18             | 7                  | 0,07             | 8                  | 0,07             |
| F3 | 37                 | 0,29             | 20                 | 0,17             | 17                 | 0,13             |
| F4 | 60                 | 0,54             | 34                 | 0,32             | 23                 | 0,29             |
| F5 | 77                 | 0,90             | 42                 | 0,47             | 35                 | 0,38             |
| F6 | 86                 | 1,55             | 52                 | 0,90             | 39                 | 0,62             |

Tableau III : Stapelia mutabilis (noeuds)

et l'Asclepias en ce qui concerne l'évolution du plus grand et du plus petit rayon : dans les deux cas, le rapport reste sensiblement le même que celui acquis dès le niveau P1. La particularité essentielle pour l'espèce cactolde consiste bien en l'apparition à partir de F2 d'une croissance telle que la section nodale est cruciforme, avec une branche plus courte, et cette forme se maintient dans ses rapports dimensionnels au cours de l'évolution ultérieure du noeud.

Il peut être intéressant d'examiner l'évolution des entrenoeuds comme cela a été fait pour l'Asclepias incarnata : les tableaux IV et les graphiques des figures 155 concernant une pousse de Stapelia mutabilis dont le méristème était au repos hivernal ce qui explique l'apparence d'une rapidité d'évolution par rapport au cas des tableau III et figure 154 concernant la même espèce ; cela oblige aussi, pour une comparaison valable, à un relevé des valeurs pour l'évolution nodale à côté de celles de l'évolution internodale.

|    | Grand rayon        |                  | Rayon moyen        |                  | Petit rayon        |                  |
|----|--------------------|------------------|--------------------|------------------|--------------------|------------------|
|    | Nombre de cellules | Dimensions en mm | Nombre de cellules | Dimensions en mm | Nombre de cellules | Dimensions en mm |
| F1 | 30                 | 0,17             | 12                 | 0,08             | 12                 | 0,08             |
| F2 | 38                 | 0,37             | 25                 | 0,21             | 13                 | 0,13             |
| F3 | 52                 | 0,80             | 38                 | 0,40             | 25                 | 0,28             |
| F4 | 74                 | 1,80             | 44                 | 0,90             | 31                 | 0,55             |
| F5 | 88                 | 3,30             | 50                 | 2,00             | 41                 | 1,20             |

Tableau IV a : Stapelia mutabilis (noeuds)

|   | Grand rayon        |                  | Moyen rayon        |                  | Petit rayon        |                  |
|---|--------------------|------------------|--------------------|------------------|--------------------|------------------|
|   | Nombre de cellules | Dimensions en mm | Nombre de cellules | Dimensions en mm | Nombre de cellules | Dimensions en mm |
| 1 | 25                 | 0,18             | 12                 | 0,08             | 12                 | 0,08             |
| 2 | 40                 | 0,39             | 24                 | 0,21             | 19                 | 0,15             |
| 3 | 44                 | 0,85             | 32                 | 0,42             | 26                 | 0,38             |
| 4 | 51                 | 1,90             | 40                 | 1,10             | 37                 | 0,85             |
| 5 | 67                 | 3,30             | 44                 | 2,40             | 40                 | 1,85             |

Tableau IV b : Stapelia mutabilis (entrenoeuds)

Il apparaît là le même type d'évolution que chez l'Asclepias incarnata : atténuation des différences entre les rayons très nette pour les courbes de mérésis, également nette pour l'évolution des dimensions. Nous noterons que, comme pour l'Asclepias ces valeurs ne concernent que la portion moyenne des entrenoeuds et que de la même façon les différences entre les rayons sont plus faibles à la base d'un entrenoeud sans cependant atteindre à la section circulaire chez un Stapelia.

D'autres faits ressortent de la simple étude morphologique : pour une espèce cactolde, le système des côtes devient d'autant moins marqué que la pousse est plus étiolée avec dans ce cas, et comme dans l'Asclepias incarnata, une section supérieure elliptique pour les entrenoeuds anormalement allongés et une section circulaire à leur base ; d'autre part, il n'est pas rare, pour une pousse normale, que l'hypoprophylle et le premier entrenoeud soient plus allongés que les entrenoeuds suivants et ces portions allongées sont dépourvues de côtes ; enfin, certaines espèces sont intéressantes pour le dimorphisme de leurs pousses : par exemple deux Caralluma, C. peckii et C. arachnoidea, présentent une portion basale de la pousse purement végétative à morphologie de Stapelia, tige charnue, système de quatre côtes portant des pointes foliaires ; la portion supérieure, fertile avec un mélange de feuilles et d'inflorescences se caractérise par une morphologie tout à fait différente : la tige reste légèrement charnue, mais comparée à sa portion basale, elle est grêle ; elle est dépourvue de côtes alors que les pointes foliaires sont aussi réduites que dans la zone purement végétative ;

enfin, le développement des entrenœuds par croissance intercalaire longitudinale est beaucoup plus important qu'à la base.

Autrement dit, nous voyons peu de différence entre une pousse d'Asclepias et une pousse étiolée de Stapelia ou une portion fertile de la pousse d'un Caralluma peckii, mises à part la condition charnue et la réduction foliaire pour les deux derniers, mais nous constatons un rapport évident entre la présence de côtes et l'absence d'une croissance intercalaire notable. L'installation d'un système de côtes nous semble donc être le résultat de deux phénomènes : une croissance diamétrale suivant deux directions perpendiculaires privilégiées et une réduction de la croissance intercalaire longitudinale.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

### 1. Le fonctionnement méristématique et l'installation d'un système de côtes.

1a. Caractéristiques du méristème terminal de la pousse. L'étude des transformations qui affectent le méristème terminal de la pousse au cours d'un plastochrone nous a montré que ce méristème présente exactement les mêmes caractéristiques que dans le cas habituel des Angiospermes non cactoides. Rien dans la succession des phases d'aire minimale-aire maximale, dans la zonation en tunica-corpus ou en zone sommitale-zone latérale, dans le lieu d'initiation d'une feuille ou la transformation en primordium ne manifeste de singularité. Rien n'autorise donc à supposer qu'il doive exister des modalités spéciales de fonctionnement méristématique chez les Asclépiadacées cactiformes. C'est d'ailleurs un point sur lequel nous sommes en accord avec les conclusions de Jonsson.

1b. Caractéristiques phyllotaxiques au niveau du méristème terminal. De même que pour les autres traits de la structure fonctionnelle du méristème, le fonctionnement phyllotaxique ne semble pas du tout différer de celui d'une espèce non cactoïde. La réalisation de la condition opposée-décussée se fait en apparence comme chez tout autre Asclépiadacée. Les modalités d'apparition synchrone (avec anisophyllie immédiate), les rapports de position entre couples appendiculaires successifs, avec contacts entre territoires d'initiation, etc. sont identiques dans tous les cas. Nous ne voyons pas pourquoi Jonsson adopte finalement un mode de description en termes de centres générateurs au nombre de quatre et à propagation longitudinale plutôt que tout autre solution phyllotaxique habituellement retenue chez les espèces à phyllotaxie opposée-décussée.

1c. Valeur morphologique d'une pousse cactolde, munie de côtes. Nous avons constaté à quoi correspondent les côtes d'un Stapelia mutabilis : apparition en plus d'une importante croissance dans le plan foliaire d'un accroissement diamétral dans le plan interfoliaire, c'est-à-dire dans des portions sous-foliaires, mais ce processus n'intervient que secondairement, même s'il est précoce, puisqu'il ne commence à se faire sentir qu'au-delà des F2. Autrement dit, le phénomène n'est pas contemporain de l'initiation foliaire, ni de la transformation d'une aire initiale en aire engendrant un primordium foliaire, qui sont les seules manifestations du fonctionnement organogène du méristème terminal. L'apparition des côtes correspond ainsi à une déformation locale de la toute jeune tige feuillée, au cours des phénomènes d'histogenèse, avec correspondance très étroite entre le lieu d'insertion foliaire et celui de la croissance interlaire en diamètre, la jeune tige feuillée étant auparavant construite suivant un type très habituel. Il ne saurait donc être question de voir dans les côtes le résultat d'une soudure de bases appendiculaires à l'axe porteur, le sommet seul des appendices étant libre et réduit à une pointe de dimensions modestes (Plantefol, Jonsson, Loiseau). Si la déformation affecte la partie de l'ancien territoire d'initiation qui n'est pas passée dans l'appendice, organe extérieur par rapport à l'ensemble du méristème caulinaire, c'est pour une cause physiologique et non parcequ'elle a valeur de portion appendiculaire fusionnée avec l'axe. Une pousse cactolde munie de côtes est une pousse feuillée habituelle, très tôt déformée par un épaississement localisé aux territoires sous-foliaires, après la mise en place des feuilles par le méristème terminal.

Pour les problèmes qui nous occupent, les côtes se trouvent être associées aux feuilles, c'est-à-dire au résultat d'un fonctionnement phyllotaxique ; elles ne matérialisent pas le fonctionnement phyllotaxique lui-même. Les quatre côtes d'un Stapelia sont une conséquence de la phyllotaxie opposée-décussée, à quatre orthostiques ; elles ne constituent pas une preuve d'un fonctionnement indépendant de quatre centres générateurs.

Le bien-fondé de cette interprétation est montré non seulement par l'étude ontogénique d'une plante à côtes, mais encore par la comparaison avec la construction d'une pousse normale ou d'une pousse simplement charnue, sans côtes apparentes : les méristèmes terminaux sont identiques, sans participation de phénomènes différentiels tels que des soudures ou déformations, mais l'évolution ultérieure est différente, sans accroissement très notable (Asclepias incarnata), avec accroissement intercalaire diamétral généralisé (Sarcostemma viminale, Caralluma peckii dans la zone fertile),

avec accroissement intercalaire diamétral localisé aux bandes sous-foliaires (Stapelia mutabilis, Caralluma peckii dans sa portion végétative). Toutes proportions gardées, la réalisation des côtes chez une Asclépiadacée cactiforme n'est pas différente de celle, plus tardive et sans rapport avec des feuilles donc prêtant moins à discussion, des ailettes de liège chez un Ulmus campestris variété subéreuse ou des carènes pour des lianes à structure lobée, par exemple.

En exprimant encore autrement l'incidence du fait "présence des côtes" sur les interprétations phyllotaxiques, nous dirons que les espaces intercostaux ne constituent nullement des hiatus ou des espaces libres entre des rangées foliaires indépendantes. Pas plus que les côtes, les espaces intercostaux n'imposent le choix d'une interprétation phyllotaxique.

Ainsi les trois groupes d'éléments qui pourraient permettre le choix d'une solution phyllotaxique et que nous venons de présenter n'apportent rien de positif de ce point de vue ; aucun d'eux n'impose une interprétation définie, malgré ce qu'on en a pu écrire. L'analyse des faits morphologiques longitudinaux ou hélicoïdaux permet-elle de lever l'ambiguïté ?

## 2. Le fonctionnement des centres générateurs et les particularités longitudinales ou hélicoïdales du système des côtes.

Les faits hélicoïdaux qui s'observent chez des plantes à système de côtes longitudinal pourraient rendre plausible l'hypothèse d'hélices foliaires non redressées, donc non confondues avec les côtes, comme on a l'habitude de le faire pour des espèces non cactiformes ; cela est bien tentant pour des cas comme ceux représentés en figure 156, mais plus difficile à imaginer pour des espèces à sept côtes ; dans l'exemple de la figure 138, le choix est possible entre quatre hélices sénestres, trois dextres et sept hélices redressées à la verticale ; on remarquera que la solution à trois hélices dextres correspond à la variation hélicoïdale réelle d'un décalage angulaire et que dans tous les cas de plantes à sept côtes manifestant un phénomène hélicoïdal, celui-ci s'inscrit dans un système à trois hélices.

Mais l'hypothèse d'hélices foliaires non redressées ne fournit aucune explication aux faits longitudinaux, comme l'installation progressive d'un asynchronisme après dédoublement d'une côte, lequel asynchronisme se propage le long d'une des

nouvelles côtes longitudinales, sans affecter les voisines. Par ailleurs, on pourrait toujours supposer que l'interprétation en termes d'hélices multiples non redressées rend compte des cas où les côtes deviennent elles-mêmes hélicoïdales ; mais alors il serait surprenant que les côtes hélicoïdales coïncident avec les hélices réelles, tandis que les côtes redressées ne matérialisent que des orthostiques indépendantes de la phyllotaxie.

Inversement, l'autre solution, qui consiste à assimiler les côtes aux hélices foliaires réelles, rend compte effectivement d'un certain nombre de faits, mais il faut alors pouvoir proposer en même temps une explication pour les phénomènes hélicoïdaux souvent constatés. Si l'idée de la transmission de proche en proche d'un accident angulaire affectant d'abord l'un des centres générateurs à propagation longitudinale est soutenable dans divers cas (*Hoodia*, fig. 127), elle le paraît beaucoup moins ailleurs (*Duvalia*, fig. 139). En outre, il serait peut-être peu logique de classer les Asclépiadacées à quatre côtes dans un système phyllotaxique à quatre hélices redressées, alors que les espèces opposées-décussées, non cactiformes, appartiendraient à un système à deux hélices foliaires : nous avons constaté combien est profonde la similitude des structures fonctionnelles du méristème dans les deux cas.

La similitude peut également apparaître dans certaines dispositions phyllotaxiques particulières. Le diagramme d'une pousse latérale de l'*Edithcolea grandis* (fig. 157) qui s'installe rapidement dans un système à cinq côtes hélicoïdales, montre un niveau préfoliaire avec deux préfeuilles à convergence phylloscope, un niveau suivant à deux feuilles, F2, synchrones, mais non exactement opposées et, au-dessus de ces F2, les feuilles apparaissent en alternance générale, disposées sur une "spirale ontogénique" et formant cinq côtes hélicoïdales. A partir d'un certain niveau, ici celui des F10, une pousse voit ses bourgeons latéraux développer des rameaux. Cette ramification est très probablement liée à une mise à fleur commençante ; il est surtout intéressant de noter ici que les rameaux n'apparaissent qu'à l'aisselle d'une feuille sur deux dans la "spirale ontogénique" et que ces feuilles à bourgeon fort matérialisent une hélice. Nous pouvons valablement déduire de ce fait que la pousse est construite à partir de deux centres générateurs à parcours sénestre, fonctionnant d'abord de façon synchrone (préfeuilles et F2) puis asynchrone et donnant alors naissance à des feuilles placées comme dans une translation hélicoïdale, au synchronisme près (fig. 158). Or, chez les Asclépiadacées non cactoides une telle disposition phyllotaxique n'est absolument pas rare, apparaissant comme une variante de la phyllotaxie opposée-décussée et posant d'autant moins de problèmes d'interprétation que l'anisocladie hélicoïdale y est

pratiquement la règle.

Nous constatons en outre que l'hypothèse de deux centres générateurs peut également rendre compte de toutes les dispositions phyllotaxiques rencontrées chez un Duvalia corderoyi, très variable de ce point de vue : la particularité déjà décrite pour cette espèce (voir fig. 139) ne serait rien d'autre qu'une translation hélicoïdale presque typique (les feuilles sont presque synchrones) et ici le décalage angulaire est tel qu'il amène à une superposition de feuilles deux à deux le long d'une côte ; la même espèce peut montrer une phyllotaxie bijuguée (fig. 159), par ailleurs très fréquente chez les Asclépiadacées non cactiformes et à l'origine ici d'un système exceptionnel de quatre côtes hélicoïdales, ou encore une "sub-translation hélicoïdale" (fig. 160), du type de celle de l'Edithcolea grandis, à l'origine d'un système de cinq côtes hélicoïdales, avec écart angulaire régulier de  $90^\circ$  d'une feuille à la suivante le long de chacune des deux hélices. C'est également le dispositif le plus couramment réalisé chez le Huernia penzigii (fig. 161). Toutes ces dispositions phyllotaxiques particulières représenteraient ainsi de simples variations, fixées pour une espèce, sur un modèle opposé-décussé d'ailleurs le plus souvent réalisé à la base de toutes ces pousses.

De la même façon, un système de sept côtes hélicoïdales, tel qu'il est réalisé chez des Huernia, pourrait être considéré comme une variante d'un modèle à six côtes rectilignes, construit à partir de trois centres générateurs, variante provoquée par un décalage angulaire pour un ou deux centres sur les trois, répétition hélicoïdale de ce décalage et asynchronisme foliaire ; ce serait quand le décalage s'installe progressivement comme dans le cas de la figure 138 qu'il deviendrait perceptible sur une développée, mais il s'agit le plus souvent d'un phénomène brusque.

Nous sommes donc tenté de choisir l'hypothèse d'hélices foliaires non redressées en reconnaissant toutefois qu'elle n'explique pas les quelques phénomènes longitudinaux, que d'autre part il n'existe peut-être pas un seul type de fonctionnement, car les espèces à grand nombre de côtes pourraient être différentes de celles à petit nombre de côtes ; en constatant surtout que le choix d'une interprétation est loin d'être aussi simple qu'il a pu paraître au premier abord à certains auteurs.

Tout ceci ne concerne bien entendu que le cas des Asclépiadacées. Mais la solution certaine du problème viendra-t-elle d'une étude plus approfondie du fonctionnement apical chez des espèces de cette famille ou bien de connaissances nouvelles

sur la phyllotaxie d'autres groupes de plantes cactoldes ?

## B I B L I O G R A P H I E

- BUGNON (F.), 1964 - Sur les modes de ramification intervenant au cours de la genèse de quelques inflorescences dont la signification morphologique est controversée. Mém. Soc. bot. Fr., 101-124.
- JONSSON (G.), 1964 - Etude d'une période sectoriale du point végétatif du Stapelia variegata L. C.R. Acad. Sc. Paris, 258, 672-675.
- JONSSON (G.), 1968a - Etude ontogénique du Stapelia variegata L. : le point végétatif de la germination à la plante adulte. Rev. Gén. Bot., 75, 329-376.
- JONSSON (G.), 1968b - Etude de la ramification chez trois Stapelia. Ibid., 441-464.
- LOISEAU (J.-E.), 1969 - La phyllotaxie. Coll. de Monographies de Botanique et de Biologie végétale, Masson et Cie, Paris.
- PLANTEFOL (L.), 1946-1947 - Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. La théorie des hélices foliaires multiples, Ann. Sc. Nat. Bot., 7, 158-229 et 8, 1-66.
- PLANTEFOL (L.), 1956 - Sur les variations phyllotaxiques de Stapelia hirsuta. C.R. Acad. Sc. Paris, 243, 916- 918.
- PLANTEFOL (L.), 1961 - Sur la genèse des formes symétriques et asymétriques chez les végétaux supérieurs. Actes Soc. helv. Sc. Nat., 141, 59.

XXXX

## PLANCHE XXI

---

Comme pour toutes les développées illustrant le chapitre V, les ronds représentent les pointes foliaires ; les inflorescences d'une pousse sont hachurées ; les nombres placés en haut d'une développée numérotent les côtes supérieures ; pour les espèces à petit nombre de côtes dont le niveau préfoliaire a été figuré, des lettres indiquent les quatre orthostiques basales, A, l'orthostique abaxiale, C, l'orthostique adaxiale, B et D, les deux autres orthostiques, alors que pour les espèces à grand nombre de côtes, les lettres indiquent simplement les côtes à la base de la portion de pousse représentée ; les doubles traits transversaux figurent des horizontales.

Fig. 123 - Développée d'une pousse d'Huernia penzigii : cette pousse présente cinq côtes hélicoïdales sénestres et les feuilles sont placées sur une "spirale ontogénique" (flèche) ; c'est la côte C qui, au-dessus des F2, se dédouble (pointillés) pour donner naissance aux côtes 2 et 3 et les premières feuilles de ces deux nouvelles côtes sont asynchrones d'emblée.

Fig. 124 - Pousse d'un Huernia schneideriana avec six côtes longitudinales ; le passage de quatre à six côtes à lieu dans la côte A, au-dessus des F2, par un dédoublement avec intercalation à l'origine des côtes 1, 2, 3.

Fig. 125 - Pousse d'un Huernia macrocarpa à sept côtes longitudinales : la côte D subit au-dessus des F3 un dédoublement avec intercalation à l'origine des côtes 1, 2, 3, alors qu'un peu plus haut, la côte A se dédouble donnant naissance aux côtes 4, 5 ; immédiatement au-dessus de ces modifications, les feuilles se placent en alternance générale et s'inscrivent sur une "spirale ontogénique".

Fig. 126 - Pousse d'un Huernia schneideriana installée dans un système de huit côtes verticales après des modifications de la côte A à l'origine de 2, 3, 4 et de la côte C à l'origine de 6, 7, 8.

Fig. 127 - Pousse d'un Hoodia buwisii (la développée 127a constitue la continuation de la développée 127b, avec répétition à la base de 127a de quelques feuilles de la partie supérieure de 127b ; la représentation sur deux figures et la forme curieuse de la développée supérieure sont dues à la variation du diamètre le long de la pousse étudiée) : le nombre de côtes passe de 13 à 21 ; le passage de la côte J aux côtes J et J' (127b), celui de la côte B aux côtes 2, 3 ou de la côte B' aux côtes 4, 5 (127a) se font par dédoublement et l'alternance des feuilles le long de deux nouvelles côtes s'installe progressivement ; la transformation de H en H, H' et H" a lieu par dédoublement avec intercalation et à l'occasion de l'intercalation de H', les côtes placées au-dessus de la ligne plus épaisse sont décalées par rapport à leur base ; ce décalage s'atténue progressivement jusqu'à la côte E. Le même type de décalage s'observe après la disparition de la côte C.

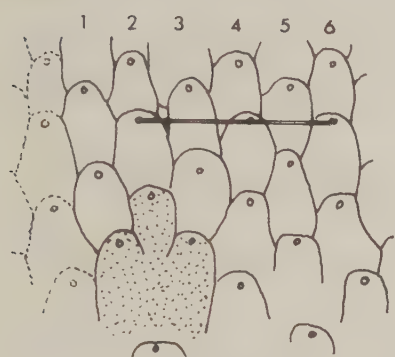
Fig. 128 - Pousse d'un Stapelia atrata passant provisoirement dans un système à cinq côtes hélicoïdales avec alors alternance générale, à partir d'un dédoublement de la côte A.

Fig. 129 - Pousse d'un Huernia schneideriana qui était installée dans un système à sept côtes et pour laquelle la disparition d'une côte (hachurée) amène à un système six.



123

B C D A



124

A B C D



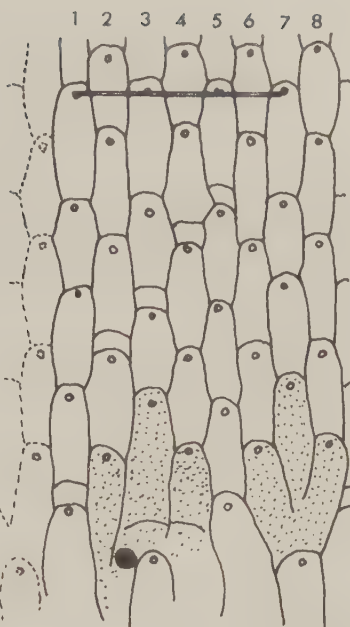
125

B A B C



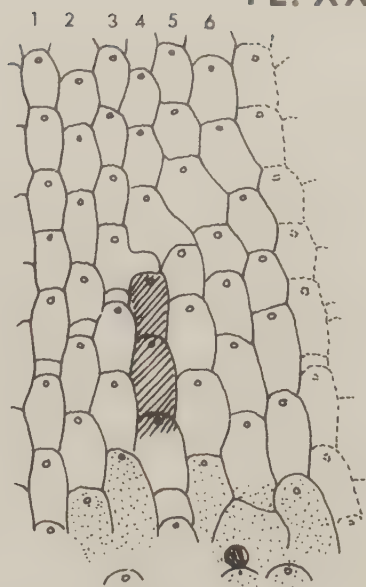
128

D A B C



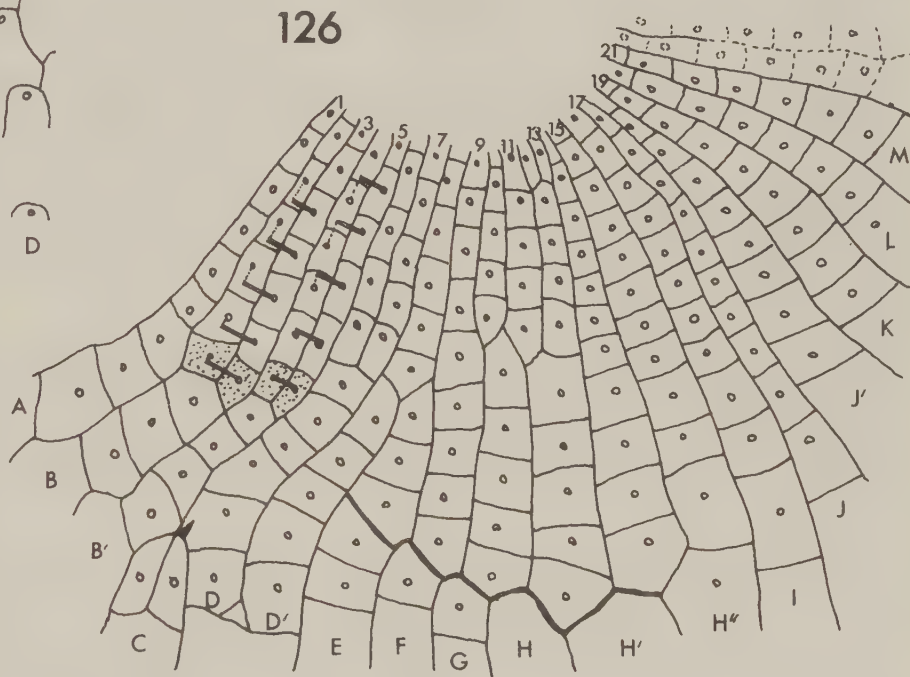
126

D A B C



129

B C D A



127a



127b

## PLANCHE XXII

---

Fig. 130 - Pousse de l'Echidnopsis archeri avec dix côtes à la base et dix dans la partie supérieure : la côte H se dédouble (pointillés) alors que la côte I disparaît (hachures) ; plusieurs dédoublements temporaires (flèches) sont à l'origine soit de deux feuilles, soit d'une feuille et une inflorescence.

Fig. 131 - Pousse d'un Huernia schneideriana passant de quatre à sept côtes par dédoublement avec intercalation de la côte A ; les premiers feuilles des côtes dédoublées sont d'emblée asynchrones.

Fig. 132 - Pousse d'un Stapelia hirsuta avec déviation du trajet longitudinal des côtes au-dessus du niveau à inflorescence.

Fig. 133 - Portions de pousse d'un Trichocaulon pedicellatum : dans les zones sans inflorescence (133a), la disposition des n côtes est régulière ; elle devient anarchique dans les portions avec inflorescences (133b).

Fig. 134 - Détail de la développée d'une pousse de l'Echidnopsis cereiformis : les inflorescences apparaissent entre les côtes.

Fig. 135 - Chez le Trichocaulon pedicellatum, une inflorescence peut se placer dans la suite habituelle des feuilles le long des côtes (flèches).

Fig. 136 - Chez l'Echidnopsis sharpei, une inflorescence est très nettement associée à une feuille et ce couple peut provenir d'un dédoublement fugace (flèches).

Fig. 137 - Pousse d'un Stapelia han buryana avec un dédoublement sur deux niveaux superposés suivi d'une bifurcation de cette pousse.

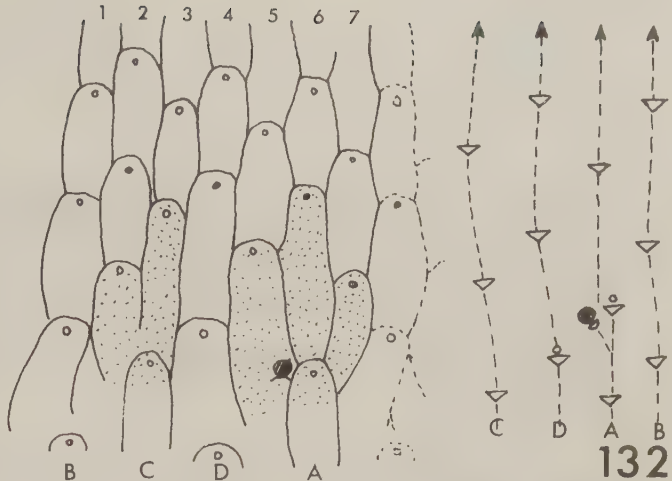
Fig. 138 - Sur cette pousse d'un Huernia macrocarpa passant à un système de sept côtes, l'intercalation (pointillés) de la côte 3 provoque une déviation qui se répercute sur les côtes voisines (au-dessus de la ligne plus épaisse) en s'atténuant progressivement le long d'une parastique de contact dextre, ce qui peut permettre d'interpréter la phyllotaxie avec trois hélices dextres H1, H2, H3.

Fig. 139 - Duvalia corderoyi. La développée (139a) montre que les feuilles, disposées sur quatre côtes verticales à la base, subissent plus haut un décalage représenté par des flèches sur le diagramme (139b) ; le long d'une côte, le décalage n'a lieu que pour une feuille sur deux et les deux feuilles d'une paire subissent ainsi un rapprochement transversal : deux parastiques de contact se trouvent donc matérialisées ; les feuilles les plus hautes de chaque paire (point noir sur la développée et cercles hachurés sur le diagramme) se placent sur l'une des parastiques.

Fig. 140 - Diagramme d'une pousse d'un Stapelia variegata passant de quatre à six côtes avec, dans la zone de passage, asynchronisme pour les trois feuilles de chaque "niveau" ; les feuilles les plus basales de chaque "verticille" (6, 7 et 8 ; trait plus épais) matérialisent une parastique de contact sénestre.

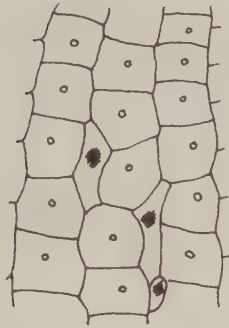


130



131

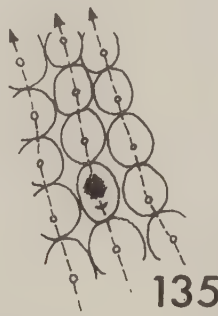
132



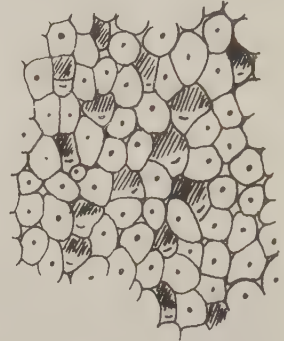
134



137



135



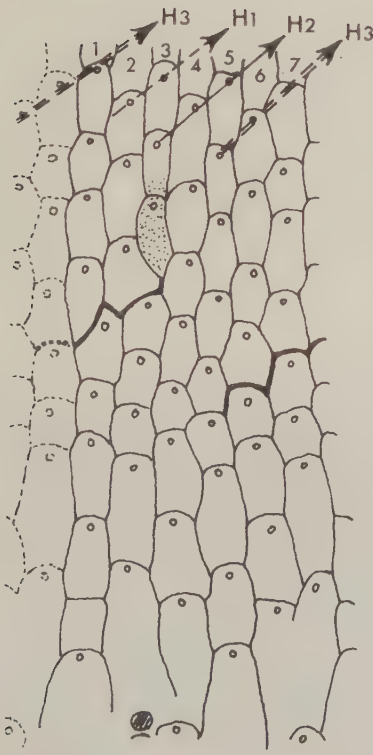
133b



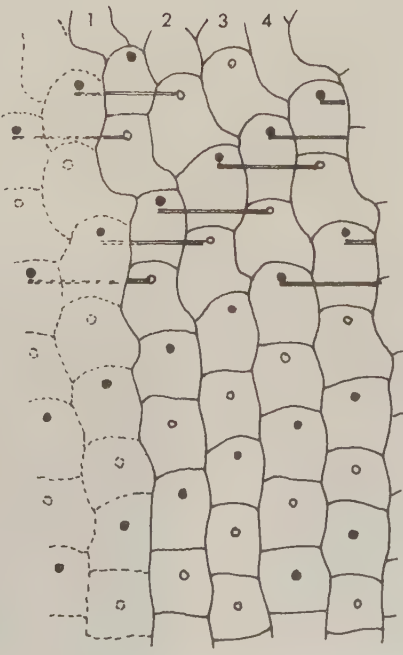
136



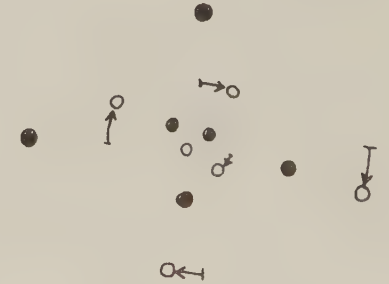
133a



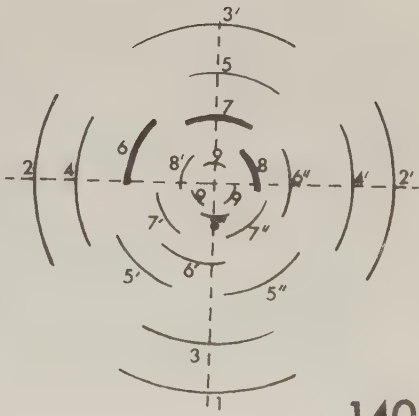
138



139a



139b



140

## PLANCHE XXIII

---

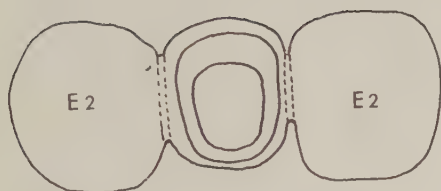
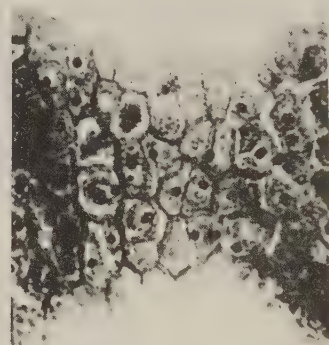
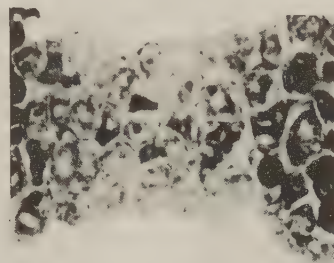
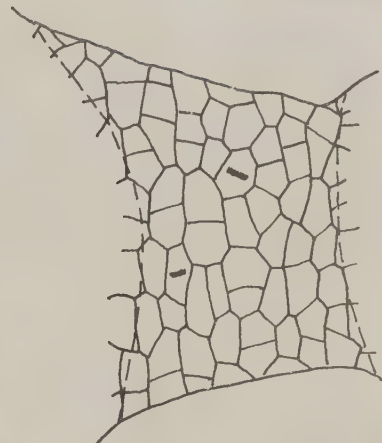
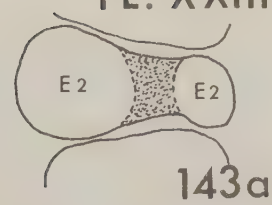
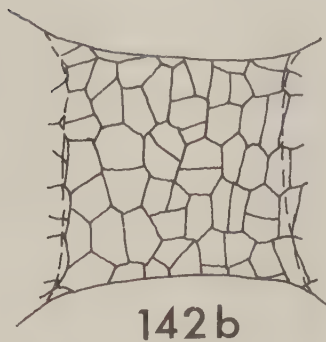
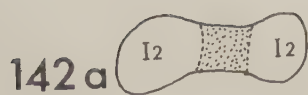
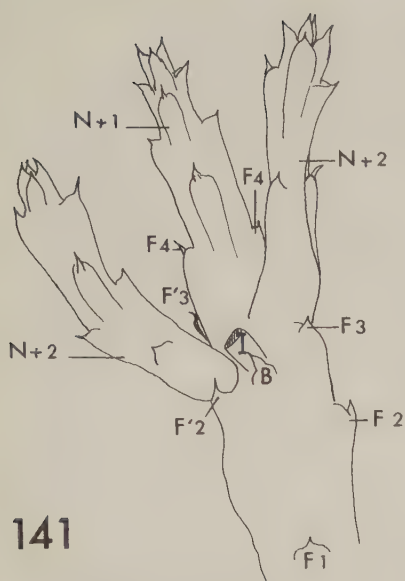
Fig. 141 - Pousse latérale d'un Stapelia mutabilis : cette pousse N + 1 montre une succession sur une courte ligne hélicoïdale d'une feuille F'2 à bourgeon développé en rameau N + 2, d'une inflorescence I à l'aisselle de sa bractée B et d'une feuille F3 également à bourgeon développé en rameau N + 2.

Fig. 142 à 147 - Stapelia mutabilis : structure du méristème terminal et initiation des feuilles.

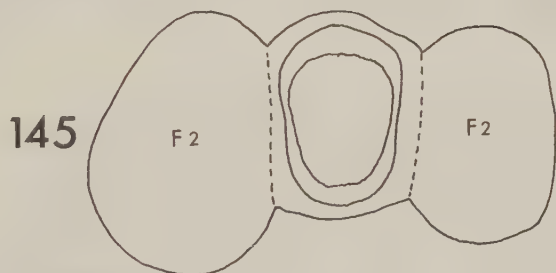
Des vues polaires montrent le méristème terminal en période d'aire minimale (142), après l'initiation foliaire, I2, et un peu plus tard (143) au moment de la reprise d'une activité mitotique préparant l'initiation des feuilles suivantes alors que les dernières feuilles évoluent en ébauches E2.

D'après des coupes transversales dans des bourgeons terminaux à des stades plus avancés, il apparaît d'abord le changement de forme du méristème, rehaussé et élargi au-dessus du niveau d'insertion des ébauches E2 (144 = superposition des dessins de trois coupes séparées par des intervalles de 10  $\mu$  ; 145 = trois coupes séparées par des intervalles de 20  $\mu$ ) ; dans la masse méristématique étirée a lieu l'initiation des feuilles suivantes I1 (146 = trois coupes séparées par des intervalles de 20  $\mu$ ).

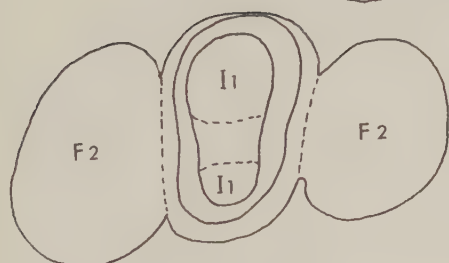
Sur une coupe longitudinale passant par le plan des E2 (147), à peu près au stade de la figure 144, le méristème apparaît cytologiquement homogène, assez actif, avec une tunica, T, à quatre assises régulières et un corpus, C, amygdaloïde.



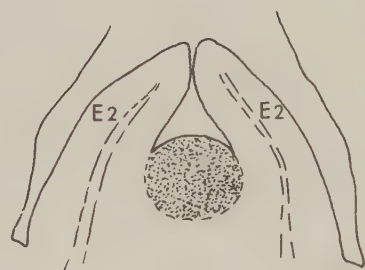
144



145

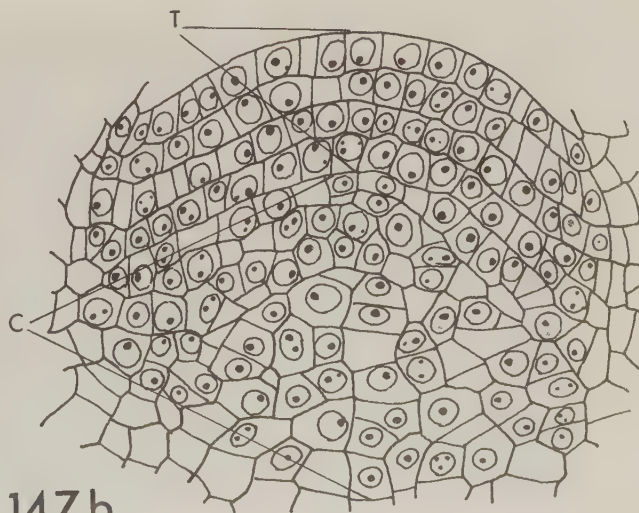
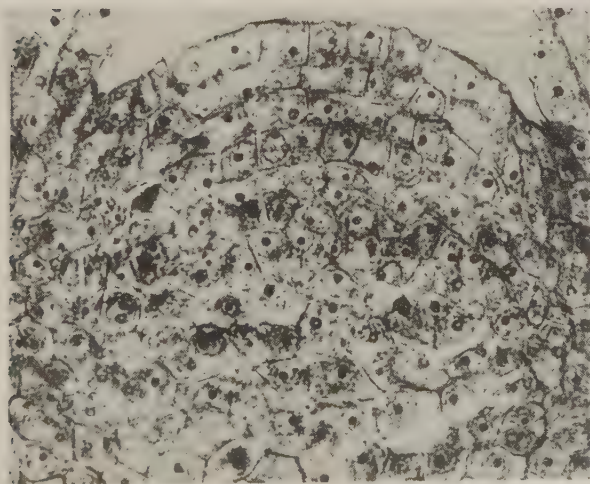


146



147a

20  $\mu$



147b

## PLANCHE XXIV

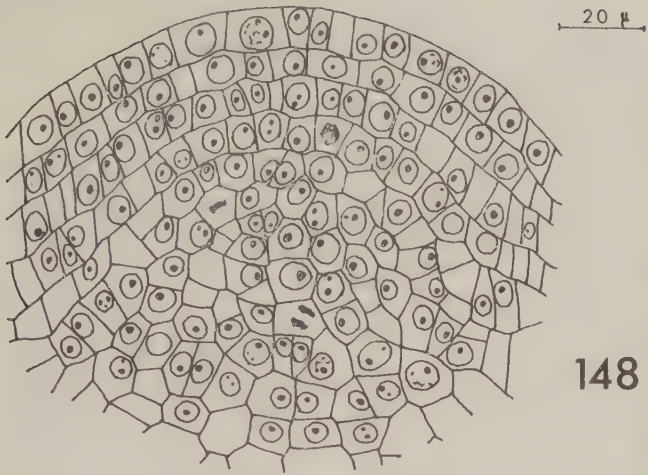
---

Fig. 148 à 150 - *Stapelia mutabilis* : structure du méristème terminal et initiation des feuilles (suite).

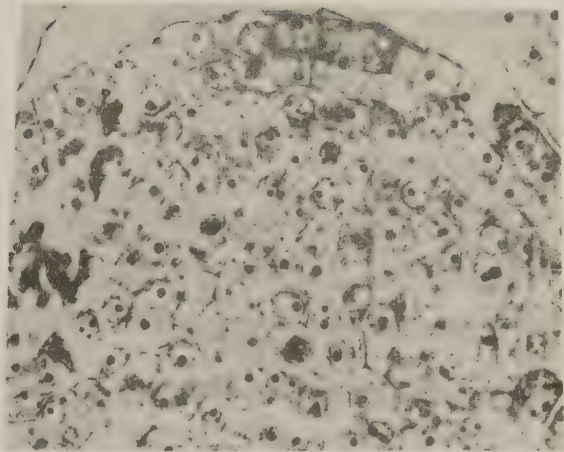
Le méristème élargi (148 = coupe passant dans le plan des E2) est encore cytologiquement homogène, mais plus actif.

Dans le plan des futures initiations (149), à un stade un peu plus avancé correspondant à celui de la figure 145, le méristème prend une forme tabulaire ; le niveau nodal des F2, nnF2, commence à se différencier ; l'activité mitotique est alors plus importante dans les zones profondes et latérales du corpus.

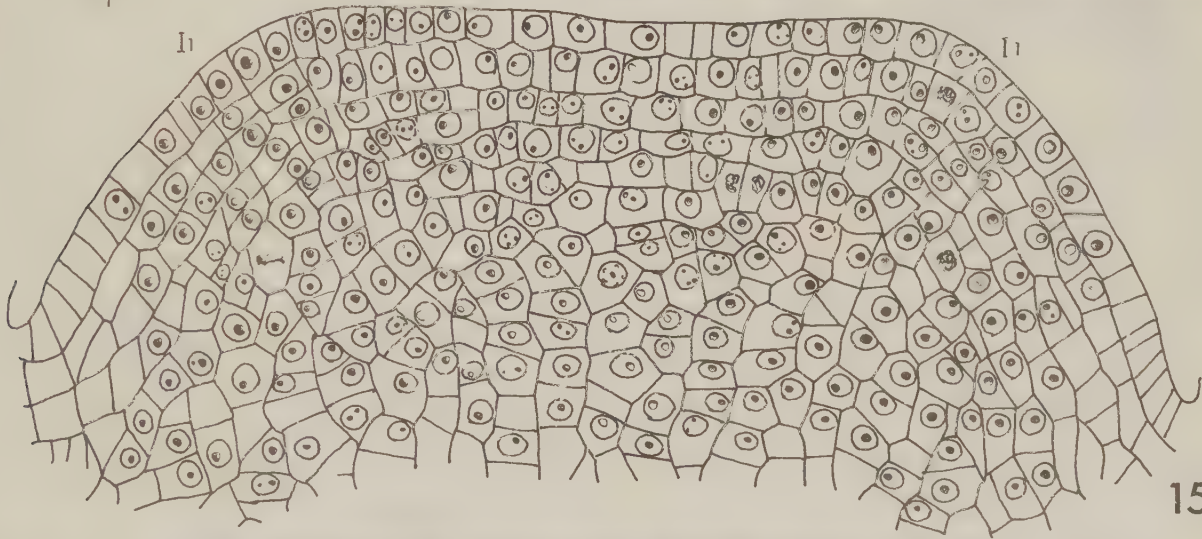
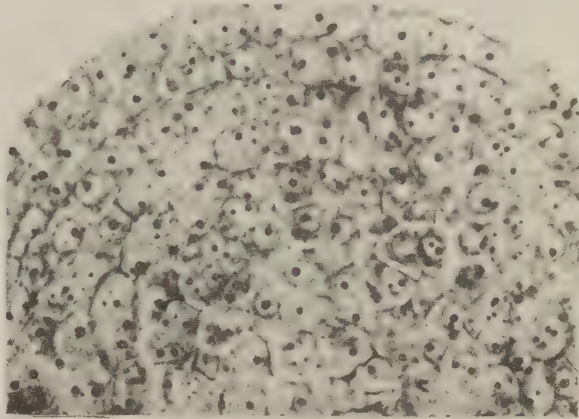
Le stade d'initiation correspondant à celui de la figure 146, examiné en coupe longitudinale (150), se caractérise par une forte activité mitotique dans le méristème périphérique ; l'apparition de mitoses périclines dans la deuxième assise tunicaire indique la fin de l'initiation des l1.



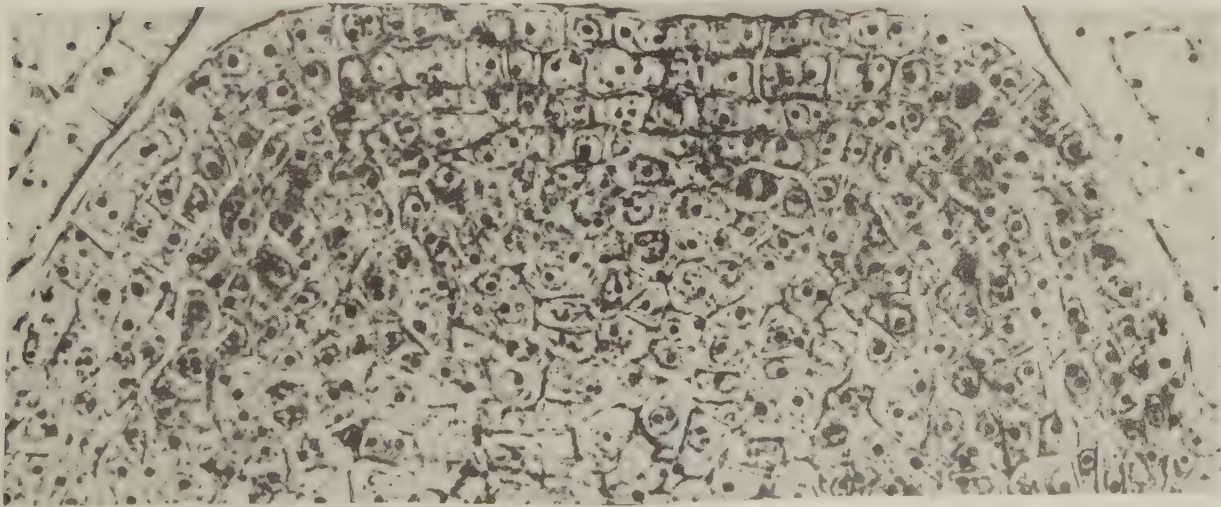
148



149



150



## PLANCHE XXV

---

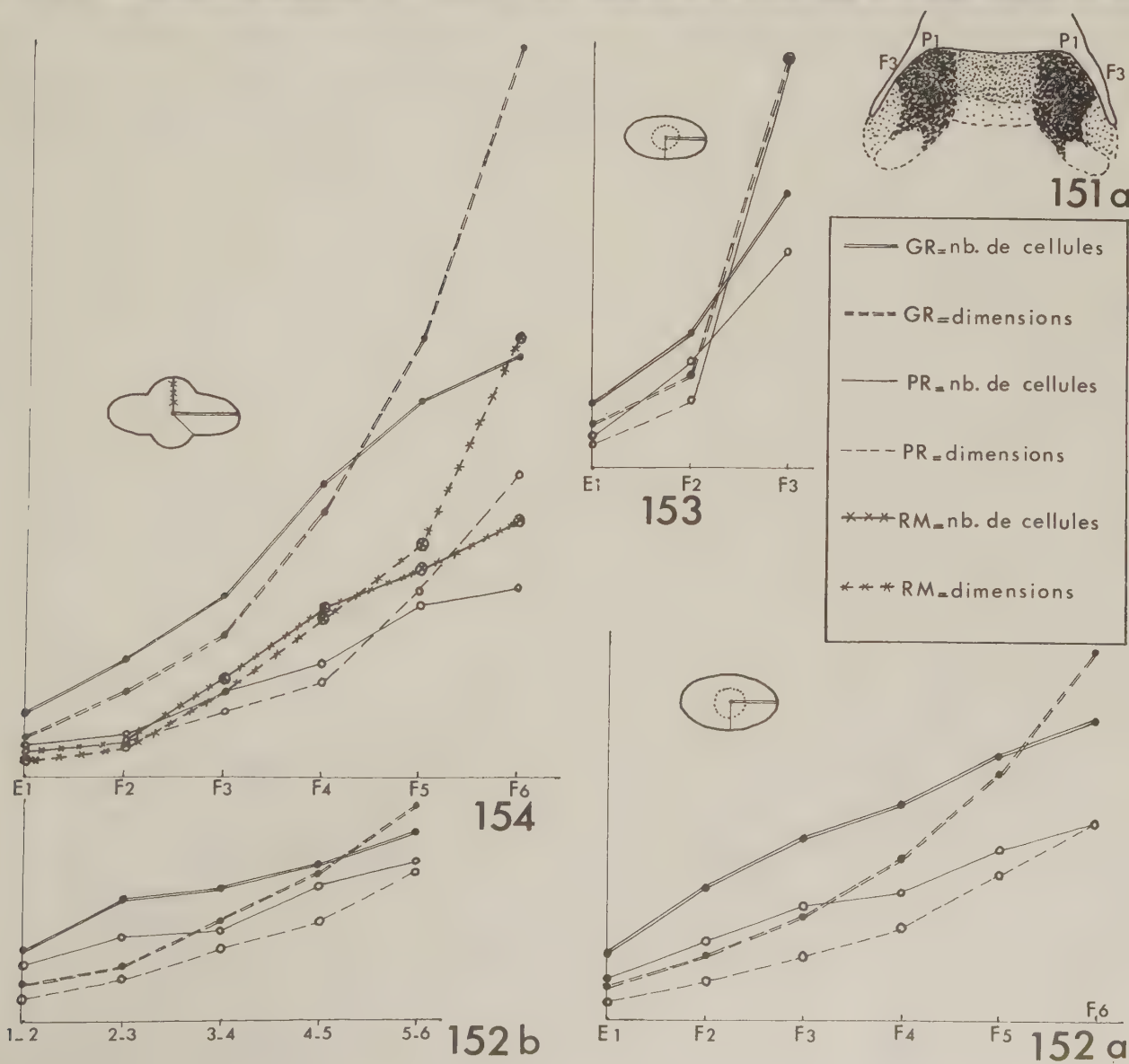
Fig. 151 - Stapelia mutabilis : structure du méristème terminal et initiation des feuilles (suite et fin) : stade de la surrection des jeunes primordiums foliaires, P1.

Fig. 152a - Asclepias incarnata : graphiques représentant l'évolution du nombre de cellules et de la dimension (ordonnées) pour le plus grand et le plus petit rayon nodal quand un noeud foliaire passe du stade E1 à F2, F3, etc. (abscisses) ; la coupe transversale dessinée au-dessus des graphiques indique la morphologie d'un noeud au stade des E1, avec soubassements foliaires et espaces interfoliaires, avec grand rayon, GR, et petit rayon, PR. (La signification des traits utilisés pour ces graphiques est indiquée dans le tableau encadré).

Fig. 152b - Asclepias incarnata : graphiques de l'évolution des mêmes valeurs pour la zone moyenne d'un entrenoeud (les entrenoeuds 1-2, 2-3, 3-4, etc. figurent en abscisses).

Fig. 153 - Même représentation des mêmes valeurs nodales pour un Sarcostemma viminalis, avec l'indication de la morphologie d'un noeud, identique, au même stade, à celle de l'Asclepias incarnata.

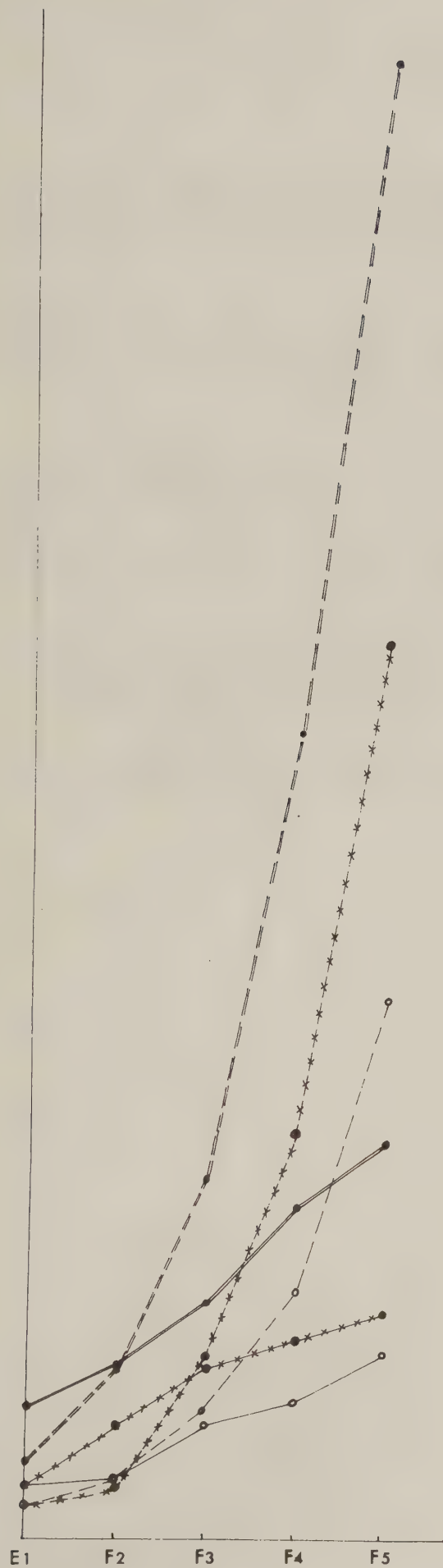
Fig. 154 - Evolution des valeurs nodales pour une pousse d'un Stapelia mutabilis. La particularité du niveau nodal à partir des F2 (dessin au-dessus des graphiques) est dans l'existence d'un grand rayon, GR, d'un petit rayon, PR, et d'un rayon moyen, RM.



## PLANCHE XXVI

---

Fig. 155 - Le même type de graphiques représente l'évolution des valeurs nodales (155a) et internodales (155b) pour une autre pousse d'un Stapelia mutabilis.



155a



155b

## PLANCHE XXVII

---

Fig. 156 - Développée d'une pousse d'un Huernia schneideriana où seules les pointes foliaires ont été figurées : on peut avoir l'impression d'une disposition des feuilles d'abord sur deux hélices dextres et d'un passage à trois hélices à la suite du dédoublement de l'une d'elles.

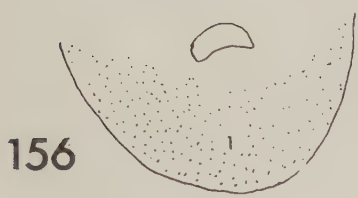
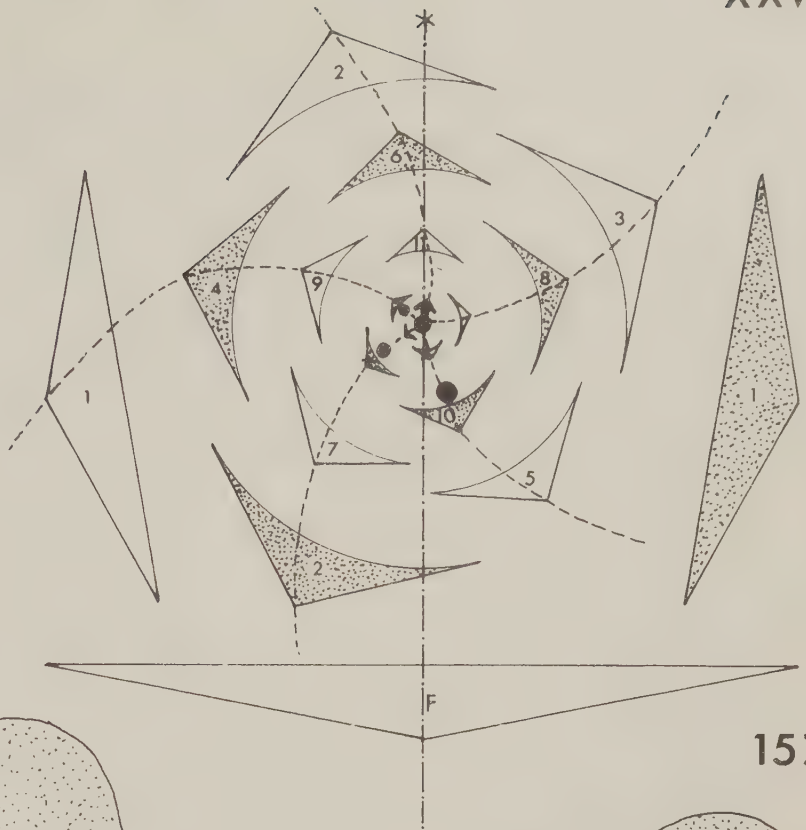
Fig. 157 - Diagramme d'une pousse latérale de l'Edithcolea grandis, axillaire de F : les feuilles se placent sur cinq côtes hélicoldales (lignes discontinues) ; l'anisocladie hélicoldale (bourgeons figurés en noir) apparaissant à partir de la feuille 10 peut permettre de placer les feuilles de cette pousse sur deux hélices.

Fig. 158 - Coupe dans un jeune bourgeon latéral de l'Edithcolea grandis comprenant le niveau préfoliaire, 1, puis des feuilles en alternance générale disposées comme dans une translation hélicoldale et pouvant ainsi se placer sur deux hélices.

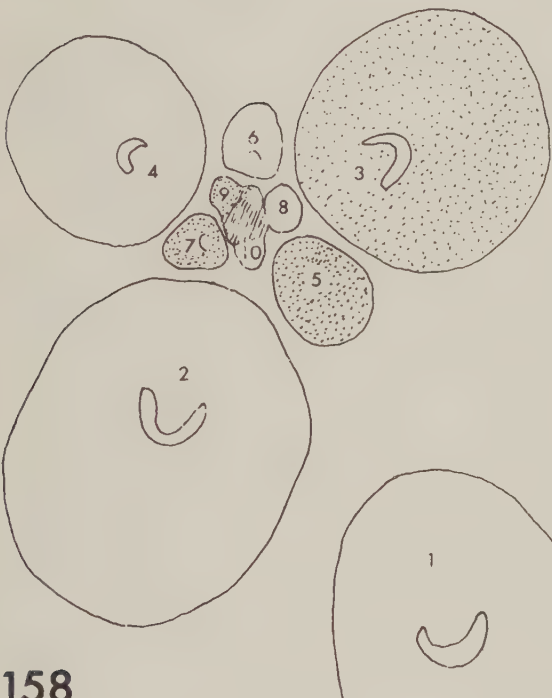
Fig. 159 - Coupe dans un bourgeon d'un Duvalia corderoyi avec phyllotaxie bijuguée et donc possibilité de construire deux hélices foliaires.

Fig. 160 - Coupe dans un autre bourgeon d'un Duvalia corderoyi où les feuilles se placent cette fois comme dans une translation hélicoldale et le long de chacune des deux hélices que l'on peut tracer, les feuilles se succèdent avec un écart angulaire très voisin de  $90^\circ$ .

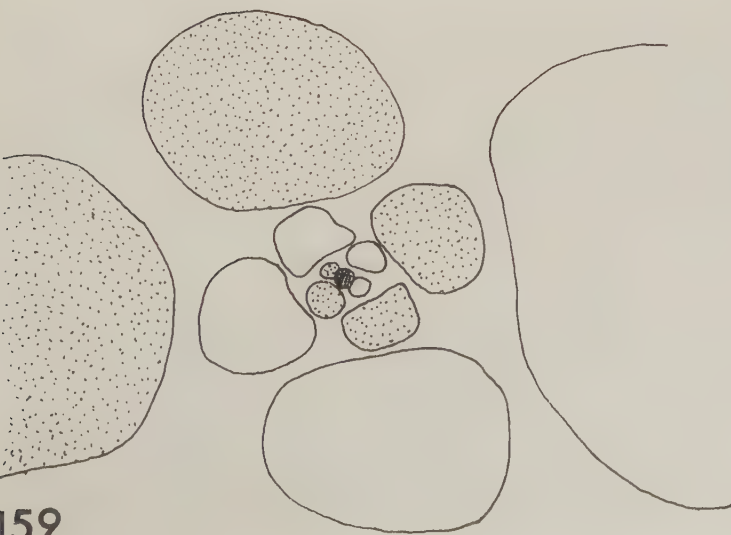
Fig. 161 - Coupe dans un bourgeon d'un Huernia penzigii pour lequel les feuilles se placent comme celles de la figure 160.



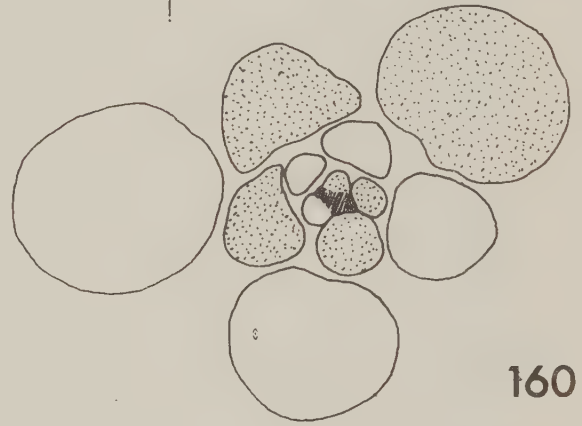
156



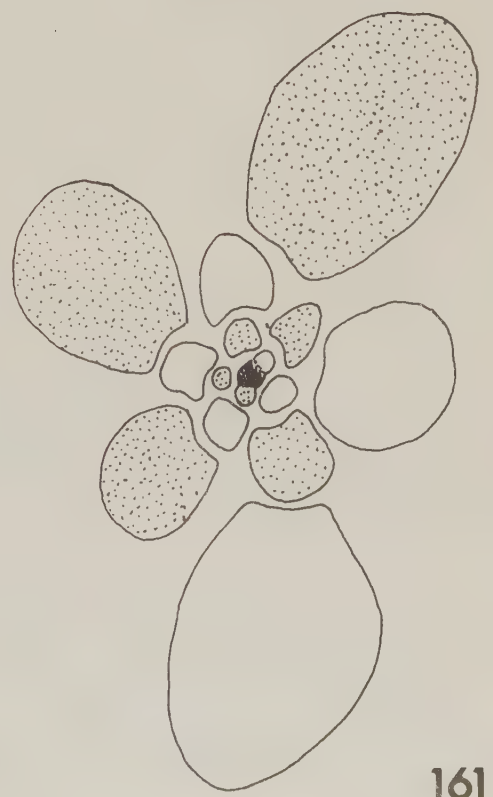
158



159



160



161

## CHAPITRE VI

### ORGANISATION ET FONCTIONNEMENT DES POUSSES

#### D'ASCLEPIADACEES A INFLORESCENCES

#### LATERALES ET "EXTRA-AXILLAIRES"

XXXXX

Des chapitres antérieurs consacrés à la discussion des notions de sympode et de monopode, de dichotomie, de rameau occupant un site foliaire, il résulte que, s'il existe un certain nombre d'Asclépiadacées à inflorescences terminales qui se trouvent finalement en position latérale en raison d'une sympodisation constante (exemple : Hoya bella), il en est beaucoup d'autres dont les pousses sont monopodiales, avec inflorescences latérales certaines, mais en situation assez exceptionnelle, en apparence non axillaires des feuilles végétatives de ces pousses (exemple : Oxypetalum coeruleum, Cynanchum pycnoneuroides). Dans cette seconde éventualité, il a été montré que les inflorescences latérales ne sauraient être assimilées au produit d'une dichotomie apicale, avec anisotomie et que, par ailleurs, elles ne sauraient non plus être considérées comme occupant purement et simplement un site foliaire, c'est-à-dire comme résultant d'une évolution particulière d'un territoire initial qui habituellement, donne naissance à une feuille.

Il convient maintenant de rechercher une interprétation morphologique des inflorescences latérales "extra-axillaires" et, par voie de conséquence, de l'ensemble d'une pousse fertile, ce qui amènerait à une meilleure connaissance du fonctionnement méristématique caulinaire.

A ce sujet, on peut dire que les opinions actuelles sur la valeur morphologique des inflorescences "extra-axillaires" et de l'ensemble de la pousse qui les engendrent se répartissent comme suit : certains auteurs (Troll, Woodson) les assimilent toutes les inflorescences terminales rejetées latéralement par usurpation, alors que Bugnon

tend au contraire à les assimiler toutes à des inflorescences latérales, axillaires d'une bractée incorporée à l'ensemble inflorescentiel.

Troll a, à plusieurs reprises, indiqué nettement le choix de l'interprétation auquel il se rangeait et il est très vraisemblable que si, en fonction de la naissance réellement latérale d'une inflorescence, il était amené à préciser sa position, ce serait pour supposer qu'il y a formation congénitale d'un sympode chez les Asclépiadacées dont il est question.

Bugnon propose de son côté, le schéma interprétatif suivant (fig. 161) : l'inflorescence est constituée fondamentalement d'une bractée et de deux bourgeons axillaires superposés, anticipés, tous deux fertiles, l'ensemble de ces trois éléments étant éloigné de l'axe porteur par l'apparition d'un hypophylloclade. Le couplage avec l'une des feuilles d'une paire d'appendices opposés pourrait correspondre à un phénomène d'arythmie dans le fonctionnement des centres générateurs foliaires, l'un de ces centres fournissant coup sur coup une feuille et une inflorescence pendant que l'autre centre n'élabore qu'une feuille, quitte à ce que ce soit l'inverse au plastrochrone suivant. Mais d'autres solutions pourraient aussi être proposées pour la partie phyllotaxique de cette interprétation. D'emblée, notre propre conception s'éloigne quelque peu de celle de Bugnon, puisque nous avons montré (1968a, 1968b, 1969) que toutes les pousses fertiles à inflorescences paraissant latérales et extra-axillaires ne sont pas de nature monopodiale ; certaines sont sympodiales et justiciables d'une interprétation conforme à l'opinion de Troll ou de Woodson ; par contre, pour toutes les espèces à inflorescences réellement latérales dès l'origine, nous aurons à prendre position sur les divers points du schéma hypothétique proposé par Bugnon.

Dès l'instant que nous refusons une interprétation en termes de sympodisation, pour un certain nombre d'espèces, des problèmes supplémentaires se trouvent posés, auxquels nous chercherons à répondre : quelle est l'organisation des inflorescences et en quoi permet-elle de proposer une interprétation sur sa valeur morphologique ? Comment peut-on expliquer la coexistence dans la pousse fertile de secteurs les uns inflorescentiels, les autres végétatifs en contact très étroit et existe-t-il des influences réciproques d'un secteur sur l'autre ? Quels sont les rythmes d'organogenèse qui affectent les centres générateurs et, d'une façon générale, comment expliquer le fonctionnement phyllotaxique au sein du méristème terminal de ces pousses ?

## OBSERVATIONS PERSONNELLES ET DISCUSSION

Avant d'examiner cet ensemble de problèmes posés par les pousses à inflorescences latérales "extra-axillaires", il nous paraît indispensable d'établir d'abord quelques données qui fourniront des bases de comparaison pour la discussion ultérieure, concernant la phyllotaxie de la portion végétative de ces pousses, les caractères des bourgeons végétatifs axillaires, la structure des inflorescences axillaires et terminales.

### I. RECHERCHE DE DONNEES PREALABLES

#### A - PHYLLOTAXIE DANS LES POUSSES VEGETATIVES.

Nous ne reviendrons pas ici sur les aspects problématiques de la phyllotaxie chez les espèces cactoides à côtes, nous intéressant plus spécialement aux espèces qui, dans leur portion fertile, montrent ce placement particulier des feuilles sur quatre orthostiques et des inflorescences sur deux autres orthostiques.

Ce fonctionnement mixte, à la fois végétatif et reproducteur, intervient après une phase purement végétative durable pour laquelle les feuilles se placent au début selon le modèle strictement opposé-décussé. D'une façon très générale, pour les espèces que nous avons pu suivre depuis la germination (Asclepias curassavica, A. incarnata, A. angustifolia, Arauja sericifera, Gomphocarpus fruticosus, Oxypetalum coeruleum, Cynanchum acutum) la disposition idéalement opposée-décussée fait place, plus ou moins rapidement, à d'autres phyllotaxies que l'on peut considérer comme des variantes de la précédente. Dans certains cas, comme ceux de l'Oxypetalum coeruleum, l'Asclepias curassavica, l'A. incarnata (fig. 162, 163, 164), apparaît une phyllotaxie bijuguée classique avec quatre spirostiques, léger asynchronisme pour les feuilles de chaque couple et la particularité d'un méristème terminal assez volumineux qui est plutôt le fait d'un méristème en période de fonctionnement mixte. Dans d'autres cas, accidentellement pour un Oxypetalum coeruleum, régulièrement chez le Gomphocarpus fruticosus, la phyllotaxie opposée-décussée fait place à une disposition équivalente à la translation hélicoïdale, avec léger asynchronisme foliaire pour chaque couple, avant que ne s'installe la bijugation (fig. 165). Un autre intérêt du Gomphocarpus, sur lequel nous reviendrons, est de présenter une bijugation telle que les feuilles se placent sur six orthostiques (fig. 165 et 166).

## B - BOURGEONS VEGETATIFS AXILLAIRES.

Les points suivants nous paraissent dignes d'intérêt :

1° - Tout d'abord, l'emplacement précis de la plage d'initiation gemmaire est très constant par rapport à l'aisselle foliaire : le massif gemmaire est situé exactement au fond du sinus, mais s'il conserve cette position au cours de son évolution chez des *Asclepias* et *Arauja*, par exemple, il apparaît finalement placé plutôt du côté foliaire chez les *Douvalia corderoyi*, *Frerea indica*, *Huernia macrocarpa* et chez les *Stapelia* (voir également Jonsson, 1968) ; il y a donc une très relative variation possible dans la position finale respective d'une feuille et de son bourgeon, variation qui correspond à un "déplacement" gemmaire éventuel du côté foliaire, mais jamais du côté caulinaire. Il est très vraisemblable que ce placement, connu seulement chez des espèces cactoldes, est lié tout à la fois à la direction particulière de croissance, subverticale, des feuilles telle que nous l'avons constatée chez le *Stapelia mutabilis*, à la faible importance de la croissance intercalaire longitudinale pour l'axe caulinaire et à la déformation du soubassement foliaire.

2° - Lorsque le bourgeon axillaire végétatif est constitué, l'apparition de ses premières feuilles est presque toujours effectuée dans le plan transverse, d'une part, et avec un couple foliaire exactement synchrone, d'autre part,

ce qui ne fait qu'amorcer la phyllotaxie opposée-déscussée ultérieure. En général, le niveau préfoliaire n'est pas morphologiquement distinct des niveaux foliaires qui lui succèdent ; enfin, il n'y a pas de règle précise et constante en ce qui concerne l'éloignement du niveau préfoliaire par rapport à la base d'implantation du bourgeon.

3° - Nous avons déjà noté à propos de l'anisocladie qu'elle était beaucoup plus rare chez les espèces cactoldes que chez les autres. Ajoutons seulement pour l'instant que si elle est le plus souvent hélicoïdale dans les portions purement végétatives des pousses, elle devient sectoriale dans les portions mixtes puisque la feuille à bourgeon fort y est toujours celle placée le plus près de l'inflorescence latérale "extra-axillaire".

4° - L'apparition d'un bourgeon surnuméraire entre le bourgeon axillaire principal et la feuille axillante s'observe assez fréquemment au niveau cotylédonaire

(Asclepias angustifolia, Arauja sericifera, Oxypetalum coeruleum) ; elle est beaucoup plus rare pour les autres niveaux purement végétatifs (Arauja sericifera). Cependant, il peut apparaître, à titre tout à fait accidentel, un bourgeonnement surnuméraire inattendu dans sa position : chez le Marsdenia erecta qui présente souvent au premier niveau fertile de la pousse une inflorescence axillaire (voir plus loin), il n'est pas rare d'observer, outre un bourgeon surnuméraire en position normale, entre le rameau latéral et la feuille axillante, un bourgeon supplémentaire placé entre ce rameau et l'axe (fig. 167); en général, quand un tel bourgeon apparaît, il le fait dans le secteur où se place l'ensemble de l'inflorescence et de la feuille associée (Vincetoxicum officinale, Stapelia variegata, S. mutabilis) sans que l'on puisse toujours bien déterminer s'il appartient au système de la feuille végétative ou de l'inflorescence (fig. 168).

5° - L'évolution en rameau d'un bourgeon axillaire caractérise d'une façon très générale le niveau cotylédonaire et également chez de nombreuses espèces cactoldes le niveau préfoliaire ce qui donne à des Stapelia, par exemple, un port très particulier. En ce qui concerne l'épicotyle, cette évolution est à l'évidence influencée par la proximité d'une inflorescence : c'est le cas, déjà signalé, des Stapelia pour lesquels la plupart des bourgeons axillaires d'une pousse reste réduits et dormants alors que celui d'une ou de deux feuilles proches de l'inflorescence fournit une pousse latérale anticipée ; de même, nous avons pu noter, chez l'Asclepias incarnata, une évolution en rameau pour les bourgeons forts des deux derniers noeuds purement végétatifs avant les niveaux mixtes ; la même remarque a été faite à propos de l'Edithcolea grandis dont la pousse présente d'abord une zone végétative à bourgeons très réduits, puis une portion fertile à inflorescences axillaires avec possibilité fréquente de l'intercalation, entre ces deux portions, d'une zone à rameaux végétatifs développés à l'aiselle de certaines feuilles.

Enfin, dans les cas de pousses fertiles du type Asclepias, quand la plante est vigoureuse, les rameaux latéraux se développent essentiellement à partir des bourgeons forts, c'est-à-dire à l'aiselle des feuilles proches des inflorescences.

## C - STRUCTURE DES INFLORESCENCES NON "EXTRA-AXILLAIRES"

### 1. Inflorescences axillaires.

Voici les quelques exemples qui nous sont connus :

1a - Cynanchum compactum. Les tiges sont un peu charnues, avec

feuilles-écailles opposées-décussées, mais sans indication de côtes ; quand il y a des bourgeons végétatifs latéraux, ils sont normalement axillaires, à deux préfeuilles transverses.

Les inflorescences sont exactement axillaires de ces feuilles-écailles et il est peu vraisemblable qu'elles puissent représenter une extrémité d'un segment de sym-pode, parcequ'elles sont fréquemment au nombre de deux par niveau, une axillaire de chacune des deux feuilles apposées (fig. 169).

Assez souvent, l'inflorescence correspond à un seul bourgeon (fig. 170), modifié en pousse courte de type monopodial : deux préfeuilles transverses, fertiles ou non, puis une ou deux écailles médianes, fertiles, à nouveau deux écailles transverses, puis une fleur terminale ; pour chacune de ces écailles, le bourgeon correspond à une fleur axillaire isolée, avec une préfeuille basale transverse, mais aussi quelquefois à deux fleurs identiques superposées. Un entrenoeud court isole éventuellement les deux préfeuilles de la base du bourgeon inflorescentiel des autres écailles, qui forment un glomérule terminal.

Mais il y a aussi d'autres échantillons (fig. 171) pour lesquels une feuille de la pousse axille un groupe de deux bourgeons inflorescentiels superposés, l'un supérieur qui correspondrait au bourgeon unique précédent, l'autre inférieur, abaxial qui a une organisation identique tout en étant plus réduit.

Enfin, pour ces feuilles de la pousse qui axillent de petites inflorescences, il existe une tendance, à peine amorcée, à l'éloignement de cette feuille et de son produit axillaire par rapport à l'axe porteur : un minuscule hypophylloclade apparaît ainsi (fig. 169 et 171a).

De cet exemple, nous retiendrons les faits suivants :

- inflorescences axillaires, parfois au nombre de deux sous forme de deux bourgeons superposés à l'aisselle de la même feuille-écaille.
- tendance à la formation d'un hypophylloclade.
- appareil préfoliaire transverse pour chacun des deux bourgeons ; ce n'est que dans les rameaux ultimes qu'apparaît un appareil préfoliaire à une seule pièce, transverse.
- chaque bourgeon inflorescentiel est une courte grappe définie.

Nous constaterons ultérieurement tout l'intérêt qui s'attache à la somme de ces particularités.

1b - Edithcolea grandis. Notre matériel d'étude a été ici très restreint de telle sorte que les descriptions et interprétations suivantes devraient être l'objet de confirmations ultérieures.

La plante est cactéoïde, avec un système de côtes longitudinales (4 ou 6) ou de cinq côtes hélicoïdales, conformément à ce qui a été noté dans un chapitre antérieur. Dans la zone fertile, la pousse paraît toujours monopodiale, avec des fleurs isolées, axillaires chacune d'une feuille végétative appartenant soit à une seule côte, soit à deux côtes contiguës (là encore, l'anisocladie qui était hélicoïdale dans la portion sous-jacente devient sectoriale). Chaque pédoncule floral porte une pièce foliaire unique, transverse (fig. 172).

L'examen d'une seule série de coupes transversales dans un apex fertile nous a montré les faits suivants : le noeud le plus récent (fig. 173) comporte une ébauche de pédoncule floral avec déjà l'indication de l'existence d'un appendice transverse, le tout en pleine activité méristématique ; cette ébauche domine d'environ 60  $\mu$  le scalp de la portion de la pousse destinée à fournir les feuilles et fleurs suivantes ; ce scalp paraît constitué de cellules peu actives avec disposition générale radiaire des constituants et le contact entre la fleur et ce massif se fait par l'intermédiaire d'un shell-zone dont la concavité est tournée vers la fleur. Par ailleurs, ce massif a tendance à envelopper légèrement l'ébauche florale. A cause de ces particularités, nous pouvons choisir entre les deux solutions possibles, pousse sympodiale et pousse monopodiale à inflorescence latérale, axillaire, en faveur de la seconde. L'échantillon coupé serait simplement à apex en voie d'arrêt de son développement, ou bien dans une phase d'aire minimale plus ou moins prolongée, ce qui expliquerait la prééminence temporaire de l'ébauche florale apparue en dernier lieu.

Ainsi, nous aurions chez l'Edithcolea grandis des inflorescences axillaires réduites à une seule fleur, qui termine un bourgeon axillaire à une seule préfeuille transverse ; ce caractère du niveau préfoliaire peut surprendre alors que nous avons vu que cet appareil est constamment à deux préfeuilles dans la famille, notamment pour les bourgeons végétatifs, mais en fait, il s'agit d'une particularité fréquente pour les bourgeons floraux de la grappe axillaire d'un Cynanchum compactum par

exemple, pour ceux des inflorescences extra-axillaires comme pour ceux des inflorescences terminales.

1c - Dischidia sagittata. Dans cette espèce dont les pousses sont des lianes grêles à feuilles végétatives opposées-décussées et relativement développées, on trouve au noeud fertile, en plus de racines adventives, un ensemble florifère souvent inégal à l'aisselle de chaque feuille. En raison de la présence d'un complexe correspondant à chaque feuille, il est bien évident que, s'il y avait sympode, l'une au plus des inflorescences pourrait être de nature terminale, l'autre étant axillaire ; mais une hypothèse bien plus simple et plus satisfaisante consiste à admettre la nature monopodiale de la pousse fertile et la valeur axillaire de chacun des rameaux courts florifères.

Ces derniers correspondent pour l'essentiel à une sorte de grappe spiciforme très contractée qui, si l'on en juge par le type de ramification présent chez d'autres Dischidia (D. benghalensis, D. nummularia, D. hirsuta), correspond en réalité à une cyme unipare condensée. Quand à la base de cette pousse courte cymeuse, elle est quelque peu variable, d'où des pousses courtes sessiles ou plus ou moins éloignées de la base d'insertion gemmaire par une portion d'axe intercalaire, avec préfeuilles distinctes ou incorporées à la pousse courte, leurs propres bourgeons axillaires étant non visibles ou développés à leur tour en cymes condensées. Mais, dans tous ces cas, l'appareil préfoliaire consiste en deux feuilles transverses.

En résumé, et bien qu'ici encore nous n'ayons pu examiner qu'un nombre très limité d'échantillons, il semble qu'il existe chez le Dischidia sagittata des inflorescences sous forme de rameaux courts cymeux, compacts, axillaires des feuilles végétatives, avec deux préfeuilles transverses. Il importe de souligner que cette organisation d'ensemble pour la pousse fertile ne concerne que cette espèce, car d'autres espèces du même genre sont à mise à fleur terminale, avec pousses sympodiales par conséquent (D. nummularia, etc.).

1d - Stapelia verrucosa. Dans presque tous les cas, la mise à fleur a lieu chez cette espèce comme chez les autres Stapelia, c'est-à-dire selon le mode latéral "extra-axillaire". Nous avons pourtant aussi observé, à titre exceptionnel, un cas de mise à fleur au niveau du bourgeon axillaire d'une des feuilles de la pousse, avec l'organisation suivante (fig. 174) : un bourgeon principal, supérieur, avec un pédoncule

floral muni de deux préfeuilles transverses, elles-mêmes fertiles, puis un petit bourgeon inférieur, surnuméraire, lui-même à deux préfeuilles transverses.

## 2. Inflorescences terminales.

Nous en choisirons deux exemples, l'un avec inflorescence à structure racémeuse complexe, l'autre à structure cymeuse.

2a - Hoya bella. L'axe principal inflorescentiel fonctionne comme dans la partie végétative de la pousse, c'est-à-dire qu'il élabore des couples de bractées placées comme dans une translation hélicoïdale, avec épuisement plus ou moins rapide de cette activité (fig. 175).

Chacune des bractées inflorescentielles axille un complexe florifère construit immédiatement sur le type cyme bipare. Comme cela est habituel chez un grand nombre d'Asclépiadacées, les deux bourgeons préfoliaires sont inégaux dans chaque cyme. Par ailleurs, les cymes sont très vite appauvries, puisqu'elles ne forment chacune que d'une à trois ou quatre fleurs arrivant à maturité. Enfin, le complexe axillaire des deux bractées inférieures de l'ensemble racémeux est moins développé que celui des bractées suivantes.

Lorsque l'inflorescence est rejetée latéralement et prend sa position définitive, les deux bractées inférieures sont médianes par rapport à l'axe du sympode ; l'une, B1, est abaxiale et elle est d'ailleurs plus grande que l'autre, B'1, adaxiale.

Tous les Hoya que nous connaissons montrent une telle structure racémeuse, les seules variations concernant la croissance le long de cette grappe ; cette croissance inexistante chez l'Hoya bella (d'où l'aspect ombelliforme de l'inflorescence), peut être suffisamment importante comme chez les H. multiflora, H. carnosa ou H. angustifolia pour que l'inflorescence se présente comme un épi parfois très développé quand le méristème inflorescentiel est plus durable.

2b - Gonolobus niger. L'inflorescence, partiellement déjetée, reste placée à proximité de l'une des feuilles du couple appendiculaire végétatif parce que c'est le bourgeon axillaire de l'autre feuille qui est devenu usurpateur. Elle comprend, parfois au sommet d'un pédoncule, un unique couple de bractées, décussées par rapport

au noeud végétatif inférieur, avant que le sommet ne se termine par une fleur (fig. 176). A son tour, le produit axillaire de chacune des deux bractées a la structure d'une cyme bipare immédiatement appauvrie, celui de B2 pouvant se réduire à la seule fleur d'ordre  $N + 1$ . On notera encore la tendance au décalage vertical (asynchronisme) entre les deux pièces  $\alpha$  et  $\beta$  de chaque pédoncule florifère ; cette tendance est encore plus marquée pour les bractées B1 et B2, de telle sorte que B1, abaxiale par rapport à l'axe du sympode, paraît être isolée, sans rapport de couplage avec B2.

La différence de structure entre ces deux modèles est assez minime, malgré les apparences ; la seconde serait un cas particulier de la première, avec inflorescence définie et à un seul niveau appendiculaire. Mais ce qui persiste fondamentalement dans les deux cas, c'est l'existence d'un couple de bractées inférieures, décussées par rapport à la dernière paire de feuilles végétatives, le couple étant toutefois à pièces synchrones ou alternes.

## II - LES POUSSES A INFLORESCENCES LATERALES PARAISSANT EXTRA-AXILLAIRES.

### A - LES CARACTERES ESSENTIELS DES INFLORESCENCES.

1. Le diagramme de ramification est différent de celui de tous les cas précédents.

Voici d'abord quelques exemples différents de ces diagrammes :

- Oxypetalum coeruleum (fig. 177). L'inflorescence se compose d'un pédoncule inférieur, d'une écaille abaxiale isolée, B, d'une fleur interne, I, sans bractée et d'une fleur externe, E, dont le pédoncule propre a deux bractées basales transverses, fertiles ou non. L'inflorescence figure ainsi une sorte de grappe pauciflore à deux, trois ou quatre fleurs en général. La fleur interne est la première à s'épanouir.

- Cynanchum pycnoneuroides (fig. 178). La structure inflorescentielle est à peine plus complexe et l'on y retrouve les mêmes constituants : pédoncule inférieur, plus court, bractée unique abaxiale, fleur interne et groupe floral externe ; mais le pédoncule propre de la fleur interne porte une bractée isolée, transverse, fertile, tandis que le groupe externe est organisé en une petite cyme bipare.

- Frerea indica (fig. 179). C'est la plus simple des Asclépiadacées que nous connaissons quant à l'organisation inflorescentielle, parmi les espèces à inflorescences latérales et paraissant extra-axillaires : il n'y a en effet ici qu'une fleur isolée, terminant un court pédoncule dont la seule pièce appendiculaire est une bractée abaxiale.

- Asclepias curassavica (fig. 180). Le type d'inflorescence est au contraire ici nettement plus complexe que chez l'Oxypetalum coeruleum. Au sommet d'un pédoncule commun, on trouve une sorte d'ombelle à un peu moins de dix pédicelles floraux en général, qui paraissent à première vue égaux en dimension, mais qui ne fleurissent pas tout à fait en même temps, dont les positions sont définies ; plusieurs de ces pédoncules élémentaires sont associés à une bractée.

L'analyse un peu approfondie de la position respective des bractées et pédoncules, sur un assez grand nombre d'inflorescences, permet de préciser au moins partiellement la structure inflorescentielle : il y a régulièrement une bractée abaxiale, B, sans bractée couplée avec elle, à peine plus grande que les autres et insérée à peine plus bas ; il y a de même un ensemble souvent réduit à une fleur, dépourvu de bractée axillante, inséré souvent à peine plus bas que les autres, placé sensiblement à l'opposé de la bractée précédente : c'est l'homologue du bras I des inflorescences des espèces déjà citées. L'ensemble des autres pédoncules constitue à l'évidence un système cymeux bipare dans lequel l'un des côtés est favorisé ce qui peut amener finalement à un système unipare ; cette cyme bipare puis unipare représente le bras externe, E, dont le plus grand développement sur le côté favorisé provoque le déplacement de l'ensemble I qui ne reste opposé à la bractée abaxiale B que dans les cas d'un système externe pauvre en fleurs (exemples : Oxypetalum coeruleum, Arauja sericifera) ou d'une évolution tardive de ce système externe (nombreux exemples chez des Stapelia et Huernia).

La même architecture fondamentale caractérise ces inflorescences, avec l'association de quatre éléments : pédoncule commun, bractée abaxiale isolée, bras interne et bras externe, ce dernier toujours organisé en cyme bipare. Les quelques exemples que nous venons de citer montrent qu'il y a place pour une certaine variation, telle que l'absence de pédoncule commun, ou la réduction de l'ensemble inflorescentiel à un seul pédoncule floral (Frerea indica), ou encore l'enrichissement

possible du bras interne, pouvant lui aussi être construit en cyme bipare (Vincetoxicum officinale). Troll (1959) a fait une étude, intéressante à l'interprétation près, des variations de cette structure inflorescentielle pour un certain nombre d'espèces. Le squelette inflorescentiel a donc bien des caractères constants et, par conséquent, toute interprétation morphologique devra en tenir compte.

La comparaison des diagrammes de ramification pour les trois types d'inflorescences, terminales, latérales axillaires et latérales paraissant extra-axillaires, met en évidence certaines différences qui permettent de caractériser chacun des trois groupes (fig. 181 à 183) : dans les inflorescences axillaires, le niveau préfoliaire est transverse ; l'axe du bourgeon fertile passe par le plan de symétrie bilatérale de la feuille axillante ou presque. Dans les inflorescences latérales paraissant extra-axillaires, il existe une première bractée isolée, abaxiale puis un ou, beaucoup plus généralement, deux rameaux avec typiquement un premier couple bractéal transverse ; l'axe du bourgeon fertile est disposé de telle façon que ce bourgeon est d'habitude placé au contact d'une feuille du noeud végétatif. Enfin, dans les inflorescences terminales, il n'y a pas une première bractée à la fois isolée et abaxiale, mais toujours un couple de bractées transverses ; quant à la situation apparente par rapport aux feuilles du noeud végétatif, elle est identique à celle de la catégorie précédente par son emplacement habituel et par sa fluctuation.

## 2. Ontogénie des divers constituants : B, I et E.

Si nous reprenons l'exemple de l'Arauja sericifera pour lequel nous avons déjà étudié l'initiation de l'inflorescence (voir chapitre sur la dichotomie), le primordium inflorescentiel, né au contact du méristème caulinaire, est d'abord une masse indivise (fig. 184) ; assez tôt dans ce massif, apparaissent des divisions périclinales en T4, T3 et finalement T2 (fig. 185) indiquant l'initiation de la bractée abaxiale, B. La masse méristématique et la bractée constituent pendant quelques temps les deux seuls éléments de l'inflorescence (fig. 186 et 187) ; le méristème latéral construit une cyme unipare (fig. 188b), avec ébauche d'une bractée qui deviendra fertile (fig. 190) et primordiums des sépales ; cette cyme unipare représente le bras interne de l'inflorescence et ce n'est qu'au début de l'évolution de ce bras que s'individualise un second méristème, en position axillaire de B (fig. 188a et 189), à l'origine du bras externe de l'inflorescence.

Chez l'Asclepias curassavica, dont l'inflorescence présente le même groupe de trois éléments, ceux-ci s'individualisent presque simultanément : le primordium inflorescentiel d'abord identique à celui décrit chez l'Arauja sericifera (fig. 191) subit rapidement une déformation aussi bien en section transversale (fig. 192) qu'en section longitudinale (fig. 193) ; cette déformation s'exagérant, elle correspond à l'individualisation des trois éléments de l'inflorescence (fig. 194 et 195) ; le bras externe rapidement plus volumineux et asymétrique (fig. 196) évolue en cyme bipare à côté favorisé, alors que l'élément interne construit une fleur (fig. 197).

Nos propres observations rejoignent donc celle de Bugnon sur d'autres espèces (Gomphocarpus fruticosus notamment) et nous pouvons admettre que ce type d'organogenèse est commun à toutes les espèces dont les inflorescences sont latérales et paraissent extra-axillaires.

## B - RECHERCHE D'UNE INTERPRÉTATION.

L'interprétation morphologique de telles inflorescences devra être recherchée dans le cadre suivant : il s'agit bien d'inflorescences latérales, ce qui exclut tout recours à une inflorescence terminale et à un système de pousse sympodial ; d'inflorescences qui n'ont rien de commun avec le produit d'une dichotomie apicale au sens où nous entendons ce terme ; d'inflorescences pour lesquelles il faudra apporter une explication à l'organisation fondamentale constante : bractée abaxiale isolée, bras I et E.

Dans ce cadre, quatre solutions sont possibles : 1°) l'inflorescence est un rameau extra-axillaire ; 2°) elle est un rameau extra-axillaire occupant un site foliaire ; 3°) elle est un rameau dépendant du bourgeon axillaire d'une feuille contiguë ; 4°) elle est à elle seule le produit de l'évolution d'un territoire nodal (feuille axillante et bourgeon correspondant).

En fonction des conclusions d'un chapitre précédent, nous éliminons la seconde solution. La première ne nous retiendra pas non plus longtemps, car nous n'avons pas connaissance qu'il existe chez les Angiospermes des cas certains de rameaux extra-axillaires qui ne dériveraient pas de la condition axillaire d'une façon ou d'une autre, du moins en morphologie de plantes normales et à l'exclusion d'éventuels bourgeons adventifs apparus après une lésion quelconque (voir Bugnon, 1967).

Seules sont donc vraiment à considérer les solutions 3 et 4.

L'inflorescence peut-elle être un bourgeon dépendant de l'aisselle de la feuille contiguë ? Il s'agirait alors soit d'un bourgeon surnuméraire collatéral, soit d'un bourgeon d'ordre  $N + 2$ , né sur la base du seul bourgeon axillaire véritable, d'ordre  $N + 1$ . Mais : 1°) les rapports topographiques de l'inflorescence et du complexe nodal contigu sont quelque peu variables, allant du contact par contiguité à une superposition par chevauchement, mais aussi à une relative indépendance, telle qu'on peut l'observer chez le Cynanchum pycnoneuroides ; chez cette espèce, à phyllotaxie verticillée, il n'est pas rare que l'inflorescence se place exactement entre deux feuilles d'un verticille, sans être plus spécialement associée à l'une plutôt qu'à l'autre de ces deux feuilles. 2°) En outre, il arrive bien souvent que le bourgeon axillaire de la feuille contiguë ne soit que peu développé, d'où il résulte une discontinuité très nette entre ce bourgeon et l'inflorescence ; ceci diminue sérieusement les chances pour que l'inflorescence soit un bourgeon d'ordre  $N + 2$ .

On ajoutera aux deux faits indiqués la différence entre les diagrammes de ramification d'une inflorescence "extra-axillaire" et d'une inflorescence axillaire ou d'un bourgeon végétatif : il n'y a pas de bourgeon végétatif à une seule préfeuille, abaxiale de surcroît ; il n'y a pas d'inflorescence axillaire un peu développée qui ait un appareil préfoliaire à une seule préfeuille, abaxiale ; tout au plus existe-t-il quelques cas comme celui de l'Edithcolea grandis, où il n'y a bien qu'une seule préfeuille (transverse), mais uniquement lorsque le système inflorescentiel est extrêmement réduit. Ainsi qu'on le précisera plus loin, la bractée B n'a donc pas d'équivalent dans les appareils préfoliaires des bourgeons axillaires certains. Enfin, le bourgeon de la feuille contiguë a son propre appareil préfoliaire transverse ; B ne saurait donc être considéré comme une préfeuille de ce bourgeon, déplacé par sa propre formation axillaire.

Le seul fait qui, au premier abord, est en faveur de l'appartenance de l'inflorescence au système gemmaire de la feuille contiguë est l'éventualité de la présence d'une seconde inflorescence, symétrique de la première par rapport à la feuille, ce qui confère à celle-ci la valeur de l'élément central dont le bourgeon aurait engendré les deux inflorescences ; l'image semble caractériser le Pentopetia cotoneaster et elle s'observe à titre accidentel chez diverses espèces comme le Marsdenia erecta pour lequel les inflorescences peuvent effectivement dans certains cas représenter un système

axillaire des préfeuilles (voir fig. 167), mais il s'agit le plus souvent de deux inflorescences sans rapport avec le bourgeon de la feuille et cela n'impose pas le recours à une interprétation du type 3 ; elle s'interprète aussi dans une hypothèse de type 4, comme on le verra ensuite.

Ainsi, bien que l'inflorescence soit très généralement couplée avec une feuille végétative, il est improbable qu'elle puisse représenter une partie de son complexe gemmaire.

Reste alors la solution 4, qui est déjà celle retenue par Bugnon. Rappelons en à nouveau les termes essentiels, après quoi nous essaierons de discuter point par point chacun de ces termes : pour Bugnon la bractée B est l'homologue d'une des feuilles végétatives de l'axe principal, mais sexualisée et déplacée avec son complexe axillaire par l'individualisation d'un hypophylloclade ; le couplage avec une des feuilles végétatives serait à expliquer dans le cadre du fonctionnement phyllotaxique de la pousse, par exemple en imaginant un fonctionnement arithmique des centres générateurs, deux appendices (feuille et bractée B) étant engendrés pendant qu'un autre centre élabore une feuille seulement. Quant au complexe axillaire de B, il serait constitué de deux bourgeons superposés, I et E, qui se terminent fondamentalement par une fleur chacun et, s'ils sont ramifiés, le sont suivant le système d'une cyme bipare ou d'une courte grappe de cymes bipares rapidement appauvrie et tendant à la cyme unipare.

Au point où nous en sommes arrivé de notre connaissance des pousses chez les Asclépiadacées à inflorescences latérales et "extra-axillaires", cette interprétation reste la seule vraiment compatible avec tous les faits mis en évidence. Nous examinerons donc maintenant chacun des éléments de cette interprétation.

#### 1. Discussion des éléments de l'interprétation se rapportant à l'inflorescence proprement dite.

Il s'agit de l'assimilation de B à une feuille-bractée de l'axe porteur, puis de la signification de I et E, considérés comme deux bourgeons superposés à l'aisselle de B, enfin de l'interprétation comme hypophylloclade pour le tronçon basal commun.

1a - La bractée B est une feuille de la pousse principale porteuse

Toute une série de faits militent en faveur de cette assimilation : il y a d'abord des espèces chez lesquelles il n'est pas rare de voir cette bractée transformée en une feuille ressemblant aux feuilles végétatives, à titre plus ou moins accidentel (Vincetoxicum officinale, Gomphocarpus fruticosus ; voir Bugnon, 1955). Inversement, lorsqu'accidentellement le bourgeon de la feuille contiguë est plus ou moins complètement soumis à la mise à fleur, il arrive que la feuille se trouve transformée en bractée (Vincetoxicum officinale, fig. 198) ; chez la même espèce, dont le premier niveau fertile est assez souvent construit avec une inflorescence axillaire de l'une des feuilles végétatives, il arrive que celle-ci soit transformée en bractée (fig. 199).

D'autre part, lorsque la mise à fleur est incomplète, soit dans la zone de passage du végétatif au reproducteur le long de la pousse principale, soit, inversement, lors d'un éventuel retour à un état végétatif, on trouve des cas d'un groupement au même niveau de trois feuilles végétatives, dont deux couplées, toutes axillantes de bourgeons végétatifs (Vincetoxicum officinale, voir fig. 117 ; Asclepias angustifolia, voir fig. 119 ; Ceropegia dimorpha ; Gomphocarpus fruticosus). Rappelons par ailleurs que la dissemblance entre bractée et feuille végétative disparaît chez de nombreuses Stapéliées où toutes les feuilles ont la même morphologie et que, très généralement, B apparaît de façon très précoce sur le primordium inflorescentiel.

Pour toutes ces raisons, l'assimilation de B à une feuille de la pousse N est plausible. Or cette interprétation est la seule à rendre compte en même temps de la position abaxiale et de l'isolement entre deux systèmes à feuilles opposées, celui de la pousse et celui des bras I et E. En effet, si l'on devait faire de l'inflorescence un rameau vraiment extra-axillaire, il faudrait accepter une position pour le moins singulière de la préfeuille (voir Bugnon, 1967) et admettre l'interruption temporaire du fonctionnement phyllotaxique verticillé, fondamental chez les Apocynacées-Asclépiadacées, notamment dans l'appareil reproducteur inflorescentiel.

1b - Il y a deux bourgeons superposés, I et E, à l'aisselle de la bractée.

Dans des cas comme celui de Asclepias curassavica, leur séparation est presque aussi précoce que pour l'apparition de B de telle sorte qu'on ne peut pas dire que l'un est à proprement parler générateur de l'autre : la masse primordiale diffé-

rence très vite à son sommet les trois constituants fondamentaux, avec une légère antériorité pour la bractée. Par contre, chez l'Arauja sericifera, et c'est aussi le cas de nombreuses Stapéliées, l'individualisation du bras E est beaucoup plus tardive, à un moment où l'élément interne évolue déjà en fleur ou en système cymeux. Dès l'instant que nous considérons B comme une feuille de l'axe principal porteur, l'élément externe ne peut guère représenter qu'un bourgeon superposé à I.

Rappelons que chez les Asclépiadacées, la possibilité de bourgeonnement surnuméraire existe dans les portions purement végétatives, en général au niveau particulier des cotylédons (nombreuses espèces) et que l'état reproducteur se caractérise par une activation du bourgeonnement se manifestant par l'apparition dans des inflorescences axillaires de bourgeons surnuméraires. Cette activation peut gagner tout un secteur proche de l'inflorescence "extra-axillaire", amenant au développement en rameaux des bourgeons végétatifs des feuilles voisines (Stapelia) avec parfois mise à fleur pour ces bourgeons activés (Vincetoxicum officinale, Marsdenia erecta, Gomphocarpus fruticosus, etc.).

Notons enfin que d'une façon générale chez les Angiospermes l'activation du bourgeonnement est précisément un caractère de l'état inflorescentiel d'une pousse et il n'est pas rare que cela se manifeste par un bourgeonnement surnuméraire plus exceptionnel dans la phase végétative adulte.

L'ensemble de ces faits est compatible avec l'interprétation proposée et cela d'autant plus que quand I et E sont ramifiés, ils le sont suivant le modèle reconnu pour tout bourgeon inflorescentiel axillaire et décrit dans le cas du Cynanchum compertum : appareil préfoliaire transverse et double, avec préfeuilles synchrones ou simplement couplées-asynchrones ; le caractère synchrone ne s'estompe que dans les niveaux suivants du système cymeux au sommet du remplacement du modèle bipare par le modèle unipare ; ce dernier état est réalisé d'emblée dans les inflorescences très réduites de l'Edithcolea grandis, il l'est aussi assez généralement pour les bras internes quand ceux-ci ne sont pas directement floraux.

#### 1c - Le tronçon d'axe basal est un hypophylloclade.

Qu'il apparaisse un hypophylloclade est tout à fait courant pour une inflorescence : Bugnon (1958) a déjà rappelé la fréquence de ce type de localisation de

l'accroissement intercalaire au niveau reproducteur des pousses de très nombreuses Angiospermes. Des hypophylloclades bien caractérisés existent pour des inflorescences d'Apocynacées, comme par exemple chez les Rauwolfia vomitoria. Par ailleurs, le placement d'une bractée et de son complexe axillaire au sommet d'un axe commun est plutôt fréquent pour les branches des cymes bipares chez les Asclépiadacées : ainsi, chez le Ceropegia stapeliiformis dont les inflorescences sont construites avec l'ensemble des trois éléments B, I et E, le bras E est une cyme bipare à côté favorisé ; la branche favorisée est portée avec sa bractée axillante au sommet d'un hypophylloclade ; comme ce phénomène se reproduit à tous les niveaux de la cyme bipare et que le fonctionnement du méristème inflorescentiel est particulièrement durable, il en résulte pour l'ensemble du bras E chez cette espèce une morphologie assez curieuse pour une cyme bipare (voir Troll, 1959). Le même placement de la branche favorisée et de sa bractée au sommet d'un hypophylloclade s'observe dans la cyme bipare, à valeur terminale, du Gonolobus niger.

Nous connaissons, chez les Asclépiadacées, des cas d'inflorescences "extra-axillaires" sans hypophylloclade, soit à titre accidentel (Vincetoxicum officinale), soit à titre constant chez les espèces cactoïdes à côtes ; ce n'est que tout à fait exceptionnellement que nous avons pu noter chez un Stapelia gigantea la formation d'un tel hypophylloclade, d'ailleurs toujours réduit et ne portant à son sommet que B et E, I restant inséré sur l'axe principal

Inversement, nous connaissons, dans des cas d'inflorescences axillaires, la tendance à la formation d'un hypophylloclade dans le soubassement commun avec celui de la feuille axillante (Cynanchum compactum) ; c'est la même tendance qui s'exprime dans certains cas comme celui du Gomphocarpus fruticosus représenté en figure 200, pour lequel le premier niveau fertile comporte une inflorescence "extra-axillaire" aux caractères habituels, avec en particulier hypophylloclade, et une inflorescence axillaire de la feuille végétative associée, avec là aussi un hypophylloclade portant à son sommet l'ensemble de l'inflorescence et de la feuille axillante.

On constatera que la formation d'un hypophylloclade au niveau d'une inflorescence "extra-axillaire" est favorisée par la presque simultanéité d'initiation de B et de son complexe axillaire, mais ce n'est certainement pas une condition suffisante puisque les cas sont nombreux d'une telle anticipation pour le bourgeon et il n'y a pas d'hypophylloclade pour autant.

D'autre part, le groupe des espèces cactoides à côtes, où l'hypophylloclade est rare, se caractérise également par la faible importance de la croissance intercalaire longitudinale. Or la formation d'un hypophylloclade s'explique précisément par une localisation particulière de cette croissance comme le montre l'étude de l'évolution de l'ensemble B, I, E, de ce point de vue, chez l'Arauja sericifera : au stade de la figure 201, dans le primordium inflorescentiel, l'initiation de la bractée est presque achevée ; les divisions périclines ont atteint la troisième assise tunicaire et les cellules procambiales correspondant à cette bractée apparaissent dans la base externe de l'ensemble du primordium ; la shell-zone apparue plus tôt continue son fonctionnement de telle façon qu'une zone cupulaire de croissance intercalaire déplace l'ensemble du primordium y compris la bractée en initiation, dans une direction générale oblique par rapport à l'axe d'élongation de la pousse principale. Cette croissance intercalaire basale se poursuit avec, cependant, une plus forte activité du côté abaxial (fig. 202) de telle sorte que la croissance de l'ensemble de la bractée B, au stade d'ébauche, et de l'inflorescence devient alors à peu près verticale ; dans la zone située entre le cordon procambial de la bractée et la face abaxiale de l'ensemble interviennent déjà l'auxésis et le début de différenciation cellulaire. La zone de croissance intercalaire conserve cette forme triangulaire en l'exagérant même (fig. 203) alors qu'apparaissent des laticifères dont l'orientation indique la différenciation de deux portions, l'une, supérieure, de type nodal et l'autre, inférieure, du type internodal. C'est à ce stade seulement que l'on note, à la base du méristème inflorescentiel, les premiers cloisonnements orientés pour constituer un méristème intercalaire propre à l'inflorescence (fig. 204).

En comparant ce type de croissance aux modèles que nous connaissons d'une part, chez la même espèce, pour les bourgeons axillaires végétatifs (voir p. 45), d'autre part chez un Carissa macrocarpa par exemple (voir p. 53), à bourgeons très précoces, mais sans hypophylloclade, il semble bien que ce qui caractérise le cas des inflorescences à tronçon basal commun, c'est l'existence d'une croissance intercalaire commune sous l'ensemble de la bractée et de son bourgeon et l'apparition plus tardive de la croissance propre à ce bourgeon ; dans le cas habituel, celui des exemples rappelés ci-dessus, les deux organes latéraux, feuille et bourgeon, possèdent rapidement chacun leur propre élément de croissance longitudinale, plus particulièrement net à la base du bourgeon. Il y a tout lieu de penser qu'un hypomérithalle s'explique de la même façon pour, cette fois, l'ensemble axe-bourgeon au lieu de bourgeon-feuille.

2. Discussion des éléments de l'interprétation se rapportant au fonctionnement de l'axe porteur.

2a - Le couplage de l'inflorescence avec une feuille végétative.

On sait qu'il est ici très habituel quoique non universel. On sait aussi que c'est un fait relativement banal chez les Angiospermes, précisément lié à une mise à fleur : Crucifères, Ambrosia (Bugnon, 1954), Hieracium (Bugnon, 1965), Amorpha (Turlier, 1971), etc.

On trouve parfois chez certaines Apocynacées à inflorescences axillaires des images d'un couplage avec une feuille végétative ; c'est ce que nous avons observé chez l'Apocynum venetum (fig. 205) : la base végétative de la pousse y est à phyllotaxie opposée-décussée ; un peu plus haut, apparaît une phyllotaxie légèrement différente avec un faible asynchronisme entre les deux feuilles d'une paire et translation hélicoïdale des couples successifs. Dans l'inflorescence terminale, les feuilles deviennent alternes, sans que le type phyllotaxique précédent change sensiblement. Un caractère intéressant apparaît alors sur certaines pousses adultes, donc après croissance intercalaire : les deux dernières feuilles végétatives et les deux premières bractées, avec leurs rameaux axillaires, restent bloquées en deux couples mixtes, distants l'un de l'autre ; d'où il résulte que la première bractée se situe à un niveau inférieur à celui de la dernière feuille végétative.

Ceci peut être interprété en termes phyllotaxiques, comme nous le reverrons plus loin ; bornons-nous à constater ici que, chez des Apocynacées, un couplage existe parfois entre deux noeuds dissemblables, l'un végétatif et l'autre inflorescentiel.

Un couplage aussi net, quoique moins évident, s'observe chez le Rauwolfia vomitoria, mais cette fois de façon constante : le dernier verticille de chaque article végétatif ou fertile, constitué de l'ensemble des rameaux anticipés avec leurs feuilles axillantes réduites à une bractée, reste bloqué avec le verticille foliaire précédent, contrairement aux divers verticilles foliaires de la base qui sont tous séparés les uns des autres par un entrenoeud. Un tel blocage de deux verticilles successifs est également la règle pour les Carissa macrocarpa et Tabernaemontana dichotoma au moment de la construction de rameaux latéraux anticipés.

Cependant, il n'y a pas toujours chez les Asclépiadacées à inflorescences "extra-axillaires" un couplage bien net, ce qui simplifie par conséquent l'interprétation générale, en faisant disparaître l'une des causes de complexité de l'organisation de la pousse. Nous en trouvons des exemples chez de nombreuses espèces de Stapelia ainsi que chez le Piранthus parvulus. Chez le Cynanchum pycnoneuroides pour lequel les inflorescences se placent normalement dans les séries phyllotaxiques, le couplage d'une inflorescence avec la feuille formée avant le long d'une hélice n'est pas automatique.

## 2b - Les rythmes de production des inflorescences.

Si l'inflorescence a valeur d'un territoire nodal complet élaboré par l'axe N, secondairement éloigné de lui, ceci implique que le méristème caulinaire de N passe par des phases d'organogenèse très différentes, en succession suivant un certain rythme. Ce dernier trait constitue donc une complication nouvelle ; c'est-à-dire que par rapport au modèle Rauwolfia, il faudrait admettre que le méristème n'avorte pas après production d'une première succession noeud à feuille-noeud à bractées et bourgeons anticipés, mais qu'il persiste et s'installe dans cette organogenèse rythmique. Par ailleurs, ce rythme s'accompagnerait habituellement d'une arythmie globale, puisque les divers foyers d'organogenèse ne passeraient pas en même temps par les mêmes stades (formation d'une feuille seulement d'un côté, pendant qu'il se formerait une feuille et une inflorescence de l'autre côté du méristème) : il y aurait un rythme dans l'arythmie, laquelle s'accompagnerait de dysharmonie (Bugnon, Deschatres et Loiseau, 1954).

Or tout ceci n'est pas constant, ou se traduit par d'autres types de rythmes ; la mise en évidence de ces variations permettra de démontrer la réalité de tels rythmes.

Il y a d'abord des cas d'absence de rythme global : beaucoup de Stapelia ne mettent à fleur qu'une fois par rameau (voir Bugnon, 1955 ; Jonsson, 1968), avec par conséquent la production d'un seul couple (arythmie non répétitive) ; dans d'autres cas, il y a irrégularité de la répétition : cas d'Asclépiadacées cactoides comme les Echidnopsis archeri, E. cereiformis, E. sharpei (voir fig. 130) et le Trichocaulon pedicellatum (voir fig. 133) alors que chez quelques espèces cactoides le rythme global est du modèle Asclepias ou Gomphocarpus (exemple : Caralluma pruinosa).

Puis dans un certain nombre de pousses, le phénomène rythmique global persiste tandis que l'arythmie à un instant donné tend à disparaître temporairement : chez l'Asclepias curassavica (fig. 206), après l'installation de l'arythmie  $F - I - F$  on voit apparaître par exemple deux noeuds consécutifs à  $F - I - F - F'$  puis  $F - F' - F - F'$ , avant le retour à l'arythmie habituelle ; nous avons vu des images identiques chez Vincetoxicum officinale, Gomphocarpus fruticosus, Asclepias angustifolia, A. incarnata, Marsdenia erecta (avec un noeud dont les deux couples sont  $F - I - F - I$ ).

Chez Cynanchum pycnèneuroides (fig. 207), il y a à la fois disparition de tout rythme global, à cause d'une formation assez sporadique des inflorescences, et de toute arythmie, car la disposition verticillée est telle qu'à chaque période organogène il se forme un seul organe en chaque lieu, dans tous les territoires aptes à la production d'appendices ; il subsiste seulement alors une dysharmonie de fonctionnement, des centres organogènes engendrant des feuilles végétatives pendant que d'autres engendrent des inflorescences.

Ainsi, on observe chez les Asclépiadacées à inflorescences "extra-axillaires" toutes les transitions entre l'absence de rythme global et d'arythmie par niveau (associée à une dysharmonie), la présence de la seule arythmie, ou la présence du seul rythme global (avec ou sans dysharmonie) et la présence constante de l'arythmie par niveau, se reproduisant de façon rythmique sur l'ensemble des noeuds consécutifs d'une pousse. Les premières de ces particularités, avec progression dans le degré de complexité, expliquent la dernière.

## 2c - La phyllotaxie de la pousse fertile.

L'interprétation de l'ensemble d'une pousse fertile ne saurait être complète si l'on n'essaie pas de préciser quel peut être le fonctionnement phyllotaxique au niveau du méristème terminal. Bugnon s'est exercé à rechercher les diverses solutions possibles, mais sans parvenir à un choix satisfaisant. Pour essayer d'aller plus avant dans cette direction, nous préciserons d'abord sur des diagrammes et des développées les divers types de placement des feuilles et inflorescences qu'il nous a été donné d'observer chez les Asclépiadacées et quelques Apocynacées. Il existe d'assez nombreux modèles pour lesquels on pourra proposer à chaque fois une solution phyllotaxique.

c1 - un modèle simple : Cynanchum pycnoneuroides : la phyllotaxie est verticillée ou subverticillée ; les inflorescences remplacent une feuille (fig. 207), sans règle apparemment bien précise, du moins sur le petit nombre de rameaux qu'il nous a été donné d'examiner. Une interprétation possible, mais dont il faut reconnaître qu'elle n'est pas fondée sur des faits propres à l'espèce considérée, est de supposer l'existence d'autant d'hélices foliaires qu'il y a de pièces à chaque verticille ; les centres générateurs subiraient alors occasionnellement la mise à fleur, de façon excessivement temporaire. Le sens des hélices reste incertain dans ce cas.

Ce modèle est assez proche de celui que nous connaissons chez les Rauwolfia avec même système phyllotaxique, même interprétation par centres organogènes multiples, mais tous subissent simultanément la même transformation en rameaux, fertiles ou végétatifs (fig. 208). La transformation brusque de l'organogénèse le long de chaque hélice est accompagnée d'un blocage de croissance, qui ne change rien à la propagation hélicoidale des centres. Ici encore, il n'est pas possible de fixer le sens des hélices supposées.

Mais le Cynanchum pycnoneuroides montre un fait intéressant : c'est la variabilité des rapports de position entre feuille et inflorescence ; celle-ci peut apparaître davantage associée à l'une des feuilles du verticille précédent (fig. 209) alors qu'elle est formée plus tard, avec un chevauchement qui peut permettre un choix pour le sens des hélices organogènes. On voit donc apparaître le couplage localisé aux régions fertiles qui deviendra pratiquement la règle dans les modèles suivants et qui, ici, n'est pas constant pas plus qu'il ne l'est dans un Apocynum venetum ; chez cette dernière espèce, l'anisocladie hélicoidale que l'on peut suivre dans la partie basale d'une pousse à phyllotaxie opposée-décussée, puis dans la portion moyenne, encore végétative, mais où les feuilles se placent comme dans une translation hélicoidale, suggère l'existence de deux hélices foliaires de sens défini ; c'est précisément dans ces deux hélices ainsi matérialisées que viennent s'inscrire les deux couples feuille-inflorescence latérale mentionnée précédemment, un pour chaque hélice (fig. 210).

Les faits établis d'après le modèle encore simple du Cynanchum pycnoneuroides et les modèles voisins des Rauwolfia et Apocynum venetum sont importants pour l'interprétation des dispositions suivantes : ils font apparaître avec quelque vraisemblance la notion d'hélice organogène élaborant successivement, en légère arithmie, deux organes dissemblables et qui resteront bloqués l'un près de l'autre ; ils indiquent

également, parceque l'arythmie n'est pas considérable, elle est même inexistante chez des Rauwolfia, que ce n'est sans doute pas la cause essentielle du blocage de la feuille avec inflorescence.

c2 - Des modèles plus complexes.

- chez l'Asclepias curassavica, pris comme exemple du type le plus fréquemment réalisé (Gomphocarpus fruticosus, Arauja sericifera, Oxypetalum coeruleum, etc.), les divers organes élaborés par le méristème se répartissent sur six orthostiques, quatre stériles et deux fertiles (fig. 211).
- le Ceropegia stapeliiformis présente une certaine variabilité quant à la phyllotaxie végétative basale : lorsque celle-ci suit la disposition opposée-décussée, la répartition des organes dans la partie fertile se fait suivant le modèle décrit pour l'Asclepias curassavica ; mais le plus souvent, les niveaux purement végétatifs montrent des verticilles de trois feuilles et dans les régions fertiles de telles pousses, les feuilles et inflorescences se placent sur huit orthostiques dont deux fertiles (fig. 212).
- à côté des deux modèles précédents caractérisés par une répétition régulière de la mise à fleur et une répartition rigoureuse des inflorescences dans des secteurs définis le plus souvent pour l'ensemble de la pousse, il est des cas dont nous devons tenir compte dans une interprétation phyllotaxique : il s'agit des exemples de mise à fleur unique pour une pousse d'ordre donné, connus chez les Stapelia et Huernia, par exemple ; il s'agit aussi des cas du type Echidnopsis archeri (fig. 213) pour lesquels la mise à fleur se répète de façon irrégulière et l'axe ne se partage plus en secteurs définis à vocations différentes.

La compréhension phyllotaxique de ces modèles pose un problème bien difficile à résoudre. La première interprétation qui puisse être envisagée est celle d'hélices organogènes redressées, à cause de la répartition le plus souvent sectoriale des organes latéraux : dans cette hypothèse, et pour une pousse fertile du type Asclepias, on peut supposer l'existence de six hélices redressées dont deux seraient fertiles, mais cela ne fournit aucune explication du couplage latéral feuille-inflorescence sauf si ce couplage était la marque d'une origine commune pour l'hélice inflorescentielle et l'hélice végétative contiguë, par doublement d'une hélice originelle. Dans l'hypothèse d'hélices redressées, on peut également supposer, toujours pour le même modèle Asclepias, quatre hélices dont deux à fonctionnement normal pour les centres générateurs et deux autres le long desquelles les centres élaborent systématiquement deux organes dissemblables par un phénomène de doublement particulier.

C'est encore au modèle Stapelia que cette dernière supposition convient le mieux parceque le doublement serait unique alors que pour les autres cas (Asclepias curassavica, Ceropegia stapeliiformis), elle suppose l'intervention régulière d'un

phénomène, le doublement, qui apparaît plutôt comme un accident, pour expliquer une structure bien établie dans une pousse et commune à de nombreuses espèces. D'une façon générale, l'hypothèse d'hélices redressées, si elle s'accorde avec certains faits, obligerait soit à admettre l'existence de quatre hélices redressées aussi dans la partie végétative opposée-décussée, soit à supposer qu'au moment où une pousse devient fertile, il y a passage de deux hélices non redressées à quatre redressées ; les deux possibilités sont bien peu vraisemblables.

Dans une interprétation en termes d'hélices non redressées, il existe également plusieurs possibilités :

1°) on peut envisager l'existence de trois centres générateurs pour l'exemple du type Asclepias, puisqu'en somme trois organes latéraux apparaissent à chaque niveau de la pousse fertile adulte ; un seul de ces centres serait concerné par la mise à fleur à chacun de ces niveaux. Il faut bien reconnaître qu'une telle hypothèse rend assez bien compte de la phyllotaxie de la plupart des pousses de Huernia schneideriana qui s'installent dans un système à six côtes : on constate (fig. 214) que cette modification (le passage de quatre à six côtes) intervient au-dessus du niveau préfoliaire avec apparition d'un ensemble de trois organes latéraux, deux feuilles et une inflorescence, et au-dessus de ce niveau, tous les verticilles sont à trois feuilles ; dans la mesure où il y a bien alors trois centres générateurs à parcours hélicoïdal, le troisième centre pourrait être apparu à l'occasion de la formation de l'inflorescence. Cette interprétation pourrait s'appliquer au modèle Stapelia qui conserve une phyllotaxie opposée-décussée, en supposant que le troisième centre ne dure que le temps de former l'inflorescence.

Cependant, cette hypothèse ne fournit pas non plus d'explication au rapprochement angulaire de l'inflorescence avec l'une des feuilles végétatives, au contraire.

2°) En tenant compte de ce qui est réalisé chez l'Apocynum venetum, nous serions tenté d'imaginer, chez un Asclepias, la présence de deux hélices avec fonctionnement arithmique alterné des deux centres (fig. 215):

H1 : F - I -- F -- F -- I - F -- F - I -- F -- F

H2 : F -- I - F -- F - I -- F -- F -- I - F -- F - I

Une difficulté importante vient du fait que les couples ne sont pas tous F-I, comme chez l'Apocynum venetum, difficulté qui serait levée si l'on admet que chaque

centre subit la transformation inflorescentielle chaque fois qu'il passe dans une bande longitudinale fixe de "mise à fleur" et que le couplage serait simplement lié à une inhibition de la croissance en longueur chaque fois qu'il y a arythmie par doublement local du nombre d'organes élaborés. L'arythmie s'opérerait indifféremment dans la succession F - I ou I - F. S'il en était ainsi, nous devrions trouver une tendance au décalage longitudinal alternant sur une hélice avec feuille inférieure et feuille supérieure, mais ce décalage est difficile à apprécier dans l'apex, étant donnée la différence d'organogenèse importante entre deux sites contigus qui ont une base d'insertion inégale. En tout cas, les modèles Asclepias ou Ceropegia stapeliiformis ne peuvent pas être dérivés directement du modèle Apocynum venetum.

On trouve pourtant une certaine valeur à cette interprétation pour expliquer la phyllotaxie d'un Stapelia mutabilis par exemple (fig. 216) : les deux centres formeraient d'abord les préfeuilles ; le long de l'hélice H1, les feuilles 2, 3, 4, 5, 6, etc. se succéderaient normalement avec un écart régulier d'environ 90° ; le long de l'hélice H2, le deuxième centre engendrerait coup sur coup la feuille 2 et l'inflorescence 2' ; à cause de cette double organogenèse au niveau d'un centre, l'initiation suivante à partir de ce centre (la feuille 3') ne se ferait pas à l'opposé de la feuille 3 ; il y aurait un décalage angulaire qui se répète le long de H2 et qui place les feuilles en translation hélicoïdale. Un argument supplémentaire en faveur d'une telle interprétation apparaît dans le fait que la succession déjà signalée d'une feuille à bourgeon fort, de l'inflorescence et d'une autre feuille à bourgeon fort s'inscrit ici dans l'une des deux hélices. Cette translation hélicoïdale n'est pas durable chez le Stapelia mutabilis et les autres Stapelia en général qui reprennent assez rapidement une disposition opposée-décussée stricte, mais d'autres espèces comme le Huernia macrocarpa (fig. 217) montrent une évolution intéressante de cette phyllotaxie : au lieu de disparaître, l'écart angulaire entre deux feuilles d'un couple s'exagère laissant au niveau du méristème un espace libre tel qu'il peut expliquer l'apparition d'un troisième centre d'où le passage pour la pousse à un système de six côtes<sup>\*</sup>, tel qu'il a été décrit chez le Huernia schneideriana (fig. 214) procède du même phénomène qui serait simplement d'apparition plus rapide. Il est à remarquer enfin que cette naissance d'un nouveau centre comme conséquence d'un décalage angulaire important n'est absolument pas rare et s'observe parfois en dehors de tout phénomène de mise à fleur comme dans certaines pousses du Huernia penzigii qui passent ainsi d'un système à cinq côtes hélicoïdales à un système de six côtes (fig. 218).

\* Il n'est pas impossible que l'installation d'un système à six côtes

Pour la plupart des espèces à côtes, l'hypothèse d'une organogenèse à partir de deux centres fonctionnant en arithmie à un moment particulier (Stapelia, Huernia) ou à plusieurs moments (Echidnopsis) nous paraît la plus vraisemblable, car elle rend compte d'un certain nombre de faits y compris certaines modifications du système des côtes qu'elles soient ou non liées à une mise à fleur complète.

3°) En ce qui concerne les modèles à mise à fleur régulière, une interprétation nouvelle doit être envisagée qui tient compte de la particularité phyllotaxique observée pour des pousses régénératives de Gomphocarpus fruticosus : rappelons que chez cette espèce, un fonctionnement à partir de deux centres générateurs amène souvent à une phyllotaxie bijuguée telle que les feuilles se placent sur six orthostiques (voir fig. 166). Or les organes latéraux de la portion fertile montrent la même répartition chez cette espèce et chez d'autres ; si l'on ajoute à ce fait celui très fréquent d'une ressemblance, au moins dans les dimensions, entre un méristème à organogenèse mixte et un méristème de pousse végétative à phyllotaxie bijuguée, on peut supposer que, dans un modèle Asclepias en général, interviennent deux centres générateurs à fonctionnement rythmique (fig. 219).

Une telle hypothèse, qui admet comme les précédentes la détermination dans le sens inflorescentiel pour les organes nés dans certains secteurs définis, a surtout la particularité de supposer que les centres élaborent de façon rythmique deux feuilles puis une inflorescence, par exemple (fig. 219) les feuilles 1 et 2 et l'inflorescence 3 pour un centre, les feuilles 1', 2' et l'inflorescence 3' pour l'autre centre ; en d'autres termes, pour un niveau mixte l'inflorescence serait le dernier organe formé alors qu'elle serait le premier au niveau suivant. Cela semble effectivement être le cas pour l'Arauja sericifera (fig. 220 et 221) : le méristème a élaboré (fig. 220) un couple de feuilles, 3 et 3', très différentes à ce stade d'ébauches dans leur largeur et la hauteur de leur base d'insertion ; il apparaît ensuite dans les secteurs inflorescentiels (fig. 221) deux primordiums inégaux parcequ'asynchrones, le plus évolué représentant l'inflorescence qui restera associée à la feuille 3', alors que l'autre constituera l'un des éléments du niveau suivant dont les deux feuilles ne sont pas encore initiées. Chez l'Asclepias curassavica, alors que l'accroissement transverse du méristème résiduel prépare l'initiation des feuilles  $n + 1$  (fig. 222a), il est évident que, d'après leur insertion, les organes du niveau  $n$  sont apparus dans l'ordre  $En$ ,  $F'n$  et  $In$ , mais la coupe dans la base de l'apex (fig. 222b) semble plutôt indiquer l'antériorité de l'inflorescence sur les deux feuilles. Des observations équivalentes ont lieu chez le Ceropegia stapeliiformis (fig. 223 et 224) et chez

-ment les faits décrits pour les deux espèces précédentes.

Cependant cette interprétation n'explique pas que les inflorescences restent associées, le long d'une hélice, alternativement avec la feuille suivante et avec la feuille précédente.

#### 2d - Mise à fleur ponctuelle.

Quelle que soit la solution phyllotaxique, un autre problème de fonctionnement du méristème caulinaire se trouve lié à l'interprétation des inflorescences latérales : c'est le fait que la mise à fleur affecte des foyers strictement limités du méristème, sans concerner aucunement les parties voisines de ce même méristème, dont les appendices fourniront des feuilles végétatives. Ceci nous amène à poser d'abord deux questions : 1°) Au niveau des structures cyto- et histologiques du méristème terminal, y a-t-il vraiment des différences entre les secteurs soumis à la mise à fleur et les secteurs purement végétatifs 2°) la limite est-elle toujours aussi tranchée entre ces secteurs ?

d1 - Nous avons analysé la structure du méristème terminal dans des pousses fertiles d'Arauja sericifera, sectionnées dans le plan des feuilles végétatives et dans le plan des inflorescences. Dans les deux cas, le méristème a sensiblement les mêmes caractéristiques (voir fig. 60 et 63) : examiné avant la période d'initiation foliaire, l'apex apparaît dans les secteurs foliaires comme une masse globuleuse à plusieurs couches tunicales (4 à 6), à corpus volumineux dont les contours sont à peu près concentriques par rapport à la surface extérieure ; le méristème médullaire commence assez loin de la zone sommitale axiale. L'aspect cytologique est presque le même partout, à l'exception des éléments du méristème médullaire : aspect euméristématique, cloisonnements ne paraissant pas plus spécialement actifs en zone latérale qu'en zone sommitale, bien que la phase du plastochronie à laquelle a lieu l'observation soit proche de l'initiation foliaire.

Ainsi, il n'y a pas de différence bien marquée entre les bandes longitudinales génératrices de feuilles végétatives et les bandes contiguës qui engendrent les inflorescences. Mais cette structure est sensiblement différente de celle qu'on peut observer dans un méristème purement végétatif de la même espèce (voir fig. 51 et 53) : l'apex est ici moins volumineux tout en ayant à peu près la même forme globuleuse

juste avant l'initiation foliaire; le corpus est davantage cônique, le méristème médullaire ne laisse qu'une portion apicale de corpus proprement dit et, surtout, il y a une opposition assez marquée entre la partie annulaire subapicale et la zone axiale ; celle-ci, en cône à base sommitale et sommet dans le corpus, a des cellules moins fortement colorables que dans la zone annulaire latérale. On retrouve donc une structure de méristème classique pour une plante en phase végétative.

On peut conclure à la transformation de la totalité du méristème lorsque les inflorescences apparaissent, ce qui ne fait d'ailleurs que déplacer le problème : le déterminisme de la dysharmonie totale entre secteurs longitudinaux contigus n'est pas corrélatif d'une différence de structure dans le méristème et il faudra rechercher ailleurs les causes plus profondes du phénomène.

d2 - si la limite entre bandes contiguës est généralement très franche (Asclepias curassavica, Arauja sericifera, etc.), il ne manque cependant pas d'exemples où la mise à fleur retentit également sur les formations foliaires et gemmaires voisines. Nous en avons cité de nombreux exemples qui vont de la simple exaltation du bourgeonnement végétatif pour la feuille associée à l'inflorescence à l'évolution inflorescentielle de ce bourgeon, parfois accompagnée de la réduction de la feuille-axillante. Ajoutons que ces petites irrégularités dans la localisation sectoriale des rameaux fertiles concernent spécialement le niveau de passage de la phase végétative stérile à la phase mixte et qu'en général, lorsque cette dernière est installée, elle devient plus régulière.

On remarquera également que les diverses espèces à mise à fleur sectoriale n'ont pas du tout la même aptitude à l'irrégularité des limites entre secteurs : certaines sont à limites franches et ceci durant une phase mixte très prolongée, tandis que d'autres manifestent très facilement des irrégularités avec de courtes périodes de mise à fleur séparées par des phases purement végétatives. Ces dernières (exemple : Marsdenia erecta) sont d'étude particulièrement intéressante pour la recherche de la valeur morphologique des pousses en phase mixte ; par contre les premières seraient fort utiles pour une étude expérimentale de la mise à fleur sectoriale.

En tout état de cause, il ne faut guère s'étonner de l'existence de pousses mixtes à organogenèse différentielle sectoriale, car la morphologie comparée nous fournit de nombreux exemples de réalisations diverses de telles pousses, comme c'est

le cas, entre autres, des rameaux fertiles des Erica.

### 3. Discussion de l'interprétation globale.

A supposer que chacun des éléments de l'interprétation puisse être accepté sur la base des faits établis, il n'en reste pas moins que le cumul d'autant de particularités peut paraître vraiment extraordinaire et rendre l'hypothèse peu vraisemblable : si l'on est prêt à admettre que B est l'homologue d'une feuille axillante, que I et E sont deux bourgeons axillaires superposés, que l'ensemble B - I - E est éloigné de l'axe porteur par un hypophylloclade, que le couplage avec une feuille végétative a comme cause une particularité d'organogenèse, qu'une hétérogénéité s'installe durant la phase mixte de la pousse, avec secteurs fertiles et secteurs stériles, on sera sans doute porté à s'étonner que la pousse des Asclépiadacées à inflorescences latérales et "extra-axillaires" soit caractérisée par tout cela à la fois.

Or, si étonnant soit-il, ce cumul nous semble moins problématique que certains des éléments de l'interprétation et spécialement la partie phyllotaxique de cette interprétation. En effet, entre des pousses qui ne montrent aucune des particularités mentionnées (nombreuses Apocynacées) et celles qui les montrent toutes ensemble, nous connaissons des états intermédiaires dérivés des premières et des secondes, par cumul partiel ou par perte partielle de quelques uns des faits singuliers. Nous citerons :

1°) le cas du Rauwolfia vomitoria (voir fig. 100) où l'on assiste à l'apparition de noeuds fertiles très différents des noeuds stériles bien qu'ils en soient topographiquement voisins, ces noeuds fertiles comportant bractée axillante, bourgeon axillaire évolué en cyme, hypophylloclade ; un blocage de croissance assure la permanence du contact avec les derniers noeuds stériles.

2°) le cas du Piранthus parvulus (fig. 225), Asclépiadacée cactiforme à inflorescences latérales, mais où le couplage du noeud fertile avec un noeud stérile n'est pas constant, où toutes les feuilles des noeuds fertiles et stériles sont identiques, où enfin il n'y a pas de rythme régulier dans l'apparition des noeuds fertiles.

Ainsi grâce à l'existence de tels intermédiaires, le cumul supposé ne constitue pas pour nous une difficulté supplémentaire.

C'est donc l'hypothèse que nous retenons, tout en reconnaissant que l'aspect phyllotaxique du problème n'est toujours pas clairement résolu.

XXXXXXXXXX

## BIBLIOGRAPHIE

---

- BRUNAUD (A.), 1968a - La pousse fertile de l'Oxypetalum coeruleum DEC. (Asclépiadacée à inflorescences "interpétiolaires") est construite suivant le type monopodial. C.R. Acad. Sc. Paris, 266, 1116-1119.
- BRUNAUD (A.), 1968b - Sympodisation dans les pousses fertiles et structure de l'inflorescence chez l'Hoya bella HOOK. (Asclépiadacée à inflorescences "interpétiolaires"). C.R. Acad. Sc. Paris, 267, 1709-1712.
- BUGNON (F.), 1964 - Un aspect inhabituel du passage de la portion végétative à la portion florifère dans la tige des Dicotylédones. Bull. Soc. bot. Fr., 101, 117 - 122.
- BUGNON (F.), 1955 - Recherches sur la ramification chez les Asclépiadacées.  
I - Bull. Soc. bot. Fr., 102, 105 - 114. II - Ibid., 311 - 317.
- BUGNON (F.), 1958 - Eléments d'un chapitre complexe de morphologie végétale : les déformations nodales de la pousse par croissance intercalaire longitudinale chez les plantes à fleurs. Bull. sc. Bourgogne, 19, 29 - 69.
- BUGNON (F.), 1965 - La notion de métatopie par anaphyse et le cas du Hieracium umbellatum L., Bull. Soc. bot. Fr., 112, 427 - 438.
- BUGNON (F.), 1967 - Comparaison des manifestations morphologiques de la polarité primaire dans les bourgeons axillaires, dérivés de la condition axillaire et adventifs. Bull. Soc. bot. Fr., 114, 21 - 32.
- BUGNON (F.), DESCHATRES (R.) et LOISEAU (J.-E.), 1954 - Recherches sur le fonctionnement dysharmonique des centres générateurs des feuilles, dans la pousse de quelques Spermaphytes. Bull. Soc. bot. Fr., 101, 403 - 412.
- JONSSON (G.), 1968a - Etude ontogénique du Stapelia variegata L. : le point végétatif de la germination à la plante adulte. Rev. Gén. Bot., 75, 329 - 376.
- JONSSON (G.), 1968b - Etude de la ramification chez trois Stapelia. Ibid., 441 - 464.
- TROLL (W.), 1959 - Neue Beiträge zur Kenntnis der Blütenstände und Blüten von Ceropegia - Arten. Abh. Akad. Wiss. u. Liter., 5, 227 - 263.
- TURLIER (M.-F.), 1971 - Réalité des hélices organogènes multiples : quelques faits supplémentaires. Rev. Gén. Bot., à l'impression.



## PLANCHE XXVIII

---

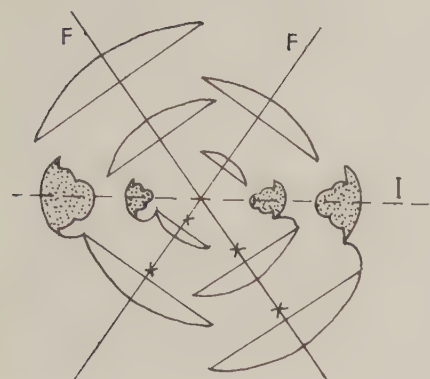
Fig. 161 - Diagramme de la pousse fertile (161a) et de l'inflorescence (161b) chez le Gomphocarpus fruticosus (d'après Bugnon, 1964) : les feuilles se répartissent sur quatre orthostiques, F, opposées deux à deux et les inflorescences (pointillés) sur deux orthostiques opposées ; à chaque niveau, la feuille la plus proche de l'inflorescence axille un bourgeon fort (croix) ; cette inflorescence est constituée d'une bractée, B, axillante de deux bourgeons superposés dont l'interne, I, est floral et l'externe, E, inflorescentiel avec cyme bipare.

Fig. 162, 163, 164 - Phyllotaxie de la pousse végétative chez l'Asclepias incarnata : les feuilles sont d'abord opposées-décussées (162) puis en phyllotaxie bijuguée (163) avec alors un méristème terminal plus volumineux (164).

Fig. 165 - Coupe dans un bourgeon végétatif du Gomphocarpus fruticosus : les feuilles sont d'abord disposées en translation hélicoïdale avec bourgeons forts (croix) matérialisant plus nettement une hélice ; il apparaît ensuite une phyllotaxie bijuguée avec asynchronisme foliaire.

Fig. 166 - Coupe dans un autre bourgeon végétatif du Gomphocarpus fruticosus dans lequel la phyllotaxie est finalement bijuguée, mais les feuilles, encore asynchrones, se placent sur six orthostiques (traits).

Fig. 167 - Premier niveau fertile d'une pousse de Marsdenia erecta comprenant deux feuilles opposées dont l'une, non représentée, à bourgeon végétatif réduit et l'autre, F, à bourgeon développé avec préfeuilles, pf, très réduites et fertiles puis des niveaux mixtes (deux feuilles et une inflorescence) ; l'aisselle de F porte en outre deux bourgeons surnuméraires l'un, S1, plus habituel en position que l'autre, S2.



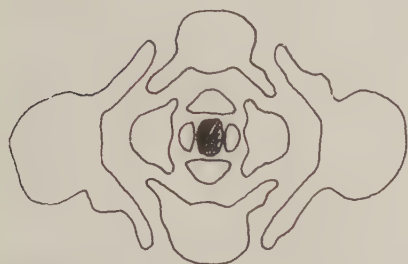
161a



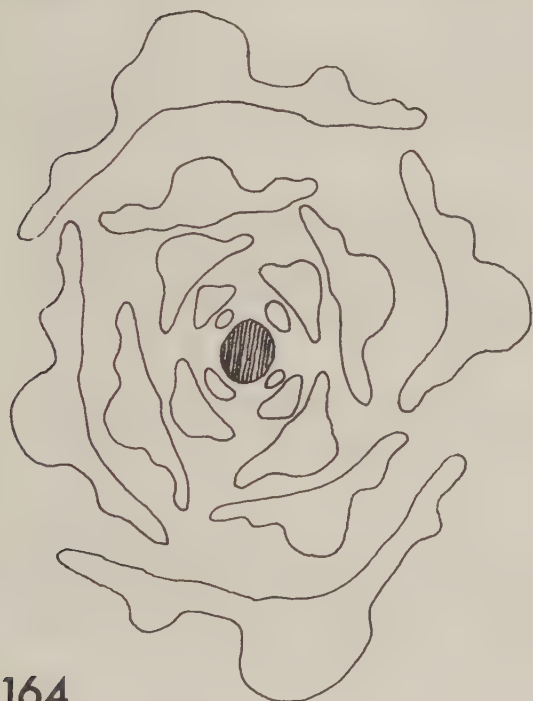
161b



163



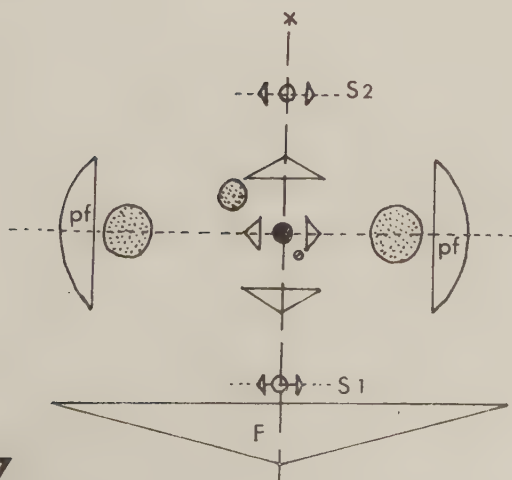
162



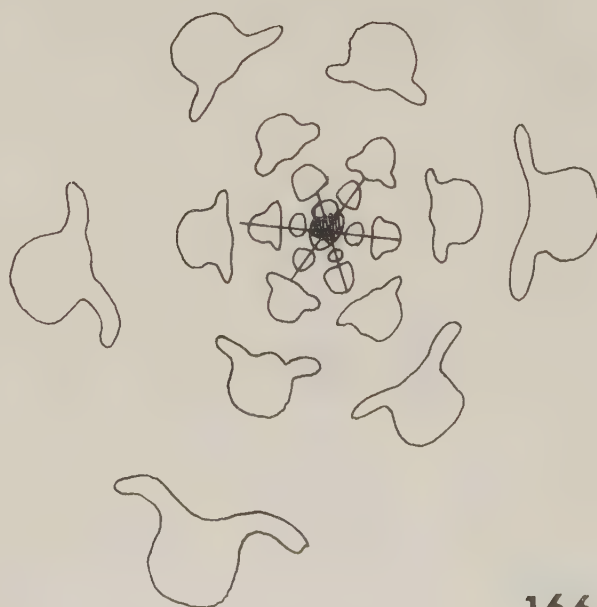
164



165



167



166

## PLANCHE XXIX

Fig. 168 - Coupes dans la base de deux bourgeons latéraux et fertiles du Stapelia mutabilis : dans les deux cas, une inflorescence avec B, I et E apparaît à côté d'une feuille ; on note aussi un bourgeon surnuméraire, S, mais si l'un est nettement axillaire de B (168a), il est plus difficile de le préciser pour celui de la figure 168b.

Fig. 169 - Pousse d'un Cynanchum compactum avec une inflorescence à l'aisselle de chacune des feuilles F et F' de l'axe N ; l'ensemble de la feuille F et de son bourgeon inflorescentiel est placé au sommet d'un court hypophylloclade, HP.

Fig. 170 - Diagramme de l'inflorescence axillaire de la feuille F de la figure 169 : ce rameau inflorescentiel comporte, avant la fleur terminale, deux niveaux fertiles avec bractées B1 puis B2 axillantes de cymes.

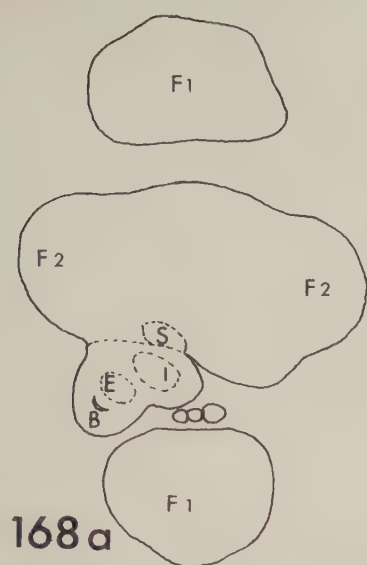
Fig. 171 - Un autre niveau de la pousse du Cynanchum compactum avec inflorescence axillaire de F et hypophylloclade ; le diagramme de cette inflorescence (171b) indique qu'elle comporte deux rameaux inflorescentiels superposés.

Fig. 172 - Coupe dans un bourgeon fertile de l'Edithcolea grandis : à chaque niveau, une fleur, FL, est en position axillaire de l'une des feuilles, F ; chaque pédoncule floral porte une bractée, B.

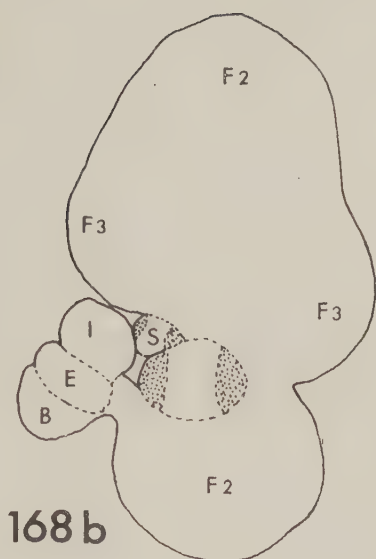
Fig. 173 - Deux coupes dans l'apex fertile de l'Edithcolea grandis séparées par un intervalle de 50  $\mu$  : la fleur FLn est axillaire de l'une des Fn (173b) et séparée du méristème terminal par une shelle-zone, sz ; le bourgeon axillaire floral avec sa bractée B est beaucoup plus développé que le méristème (173a).

Fig. 174 - Diagramme d'une inflorescence exceptionnelle, axillaire d'une feuille végétative, chez un Stapelia verrucosa et comportant deux cymes bipares inégales superposées.

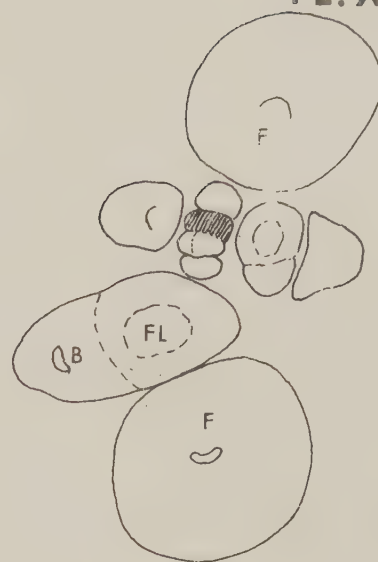
Fig. 175 - Coupe (175a) dans un bourgeon terminal de l'Hoya bella avec une inflorescence terminant un segment de sympode après qu'il ait construit quatre paires de feuilles et diagramme (175b) de cette inflorescence : les bractées de la grappe sont asynchrones, mais placées comme dans une translation hélicoïdale.



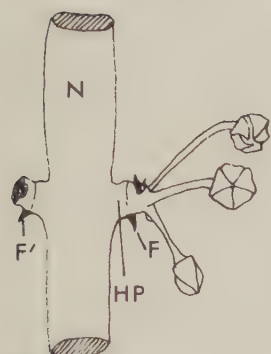
168a



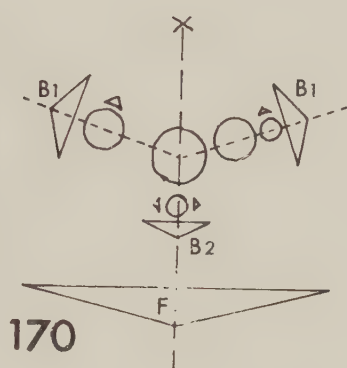
168b



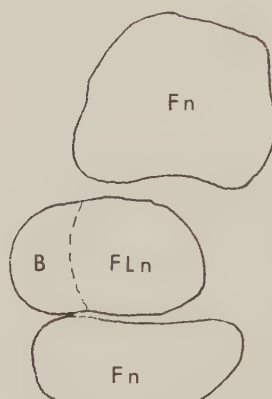
172



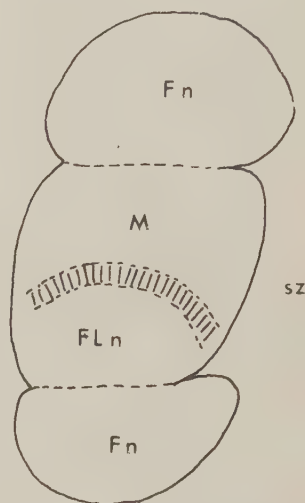
169



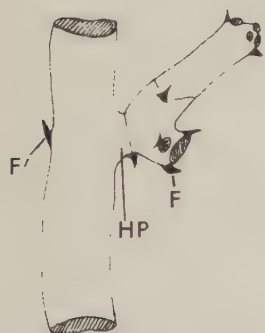
170



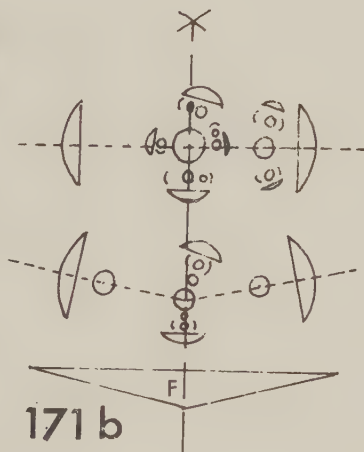
173a



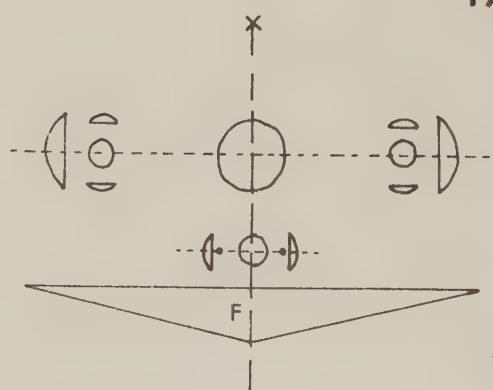
173b



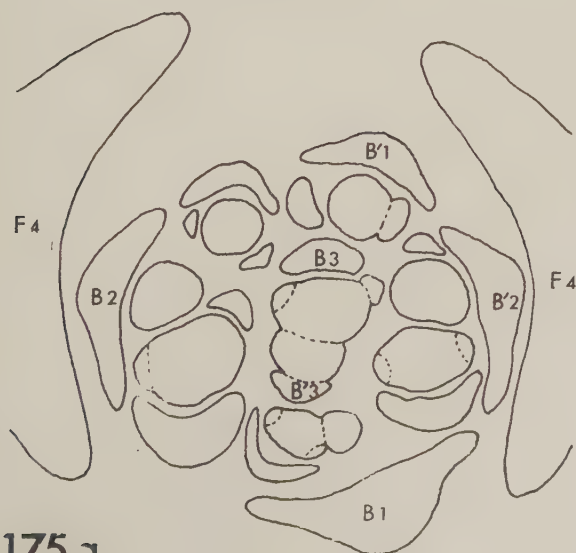
171a



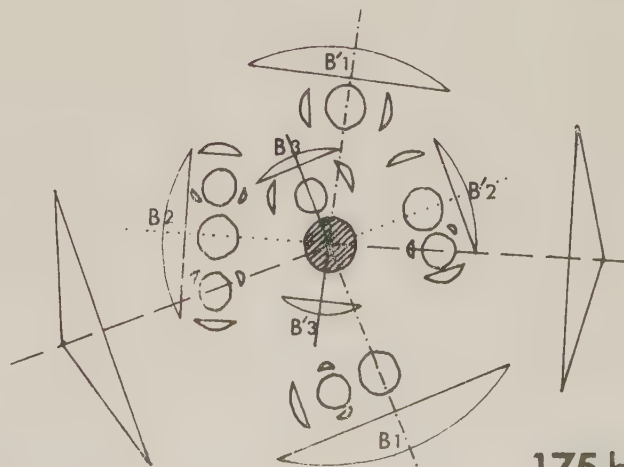
171b



174



175a



175b

### PLANCHE XXX

---

Fig. 176 - Un niveau fertile du Gonolobus niger (176a) avec inflorescence terminale placée à l'aisselle de l'une des feuilles par le développement du rameau usurpateur N+1; d'après le diagramme (176b), cette inflorescence est une cyme bipare.

Fig. 177 - Un niveau fertile de l'Oxypetalum coeruleum (177a) et diagramme de l'inflorescence (177b) : cette inflorescence, comprenant une bractée B et deux bourgeons superposés I et E, est "extra-axillaire" et placée à proximité de l'une des feuilles du noeud.

Fig. 178 - Chez le Cynanchum pycnoneuroides, l'inflorescence, dont le bras I est ici une cyme, se place comme une feuille du verticille n, en alternance avec des feuilles du verticille n-1.

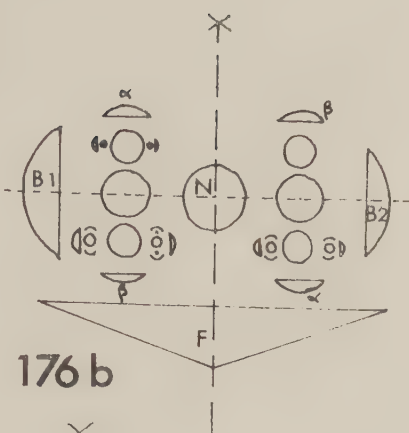
Fig. 179 - Inflorescence "extra-axillaire" du Frerea indica réduite à une bractée et une fleur.

Fig. 180 - Inflorescence "extra-axillaire" de l'Asclepias curassavica : la cyme bipare qui constitue le bras E est riche en fleurs et favorisée en  $\alpha$ .

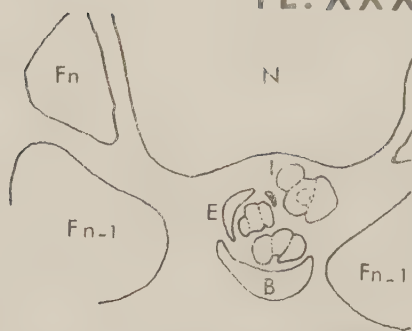
Fig. 181 à 183 - Schémas pour une comparaison des trois types d'inflorescence : inflorescence axillaire (181), "extra-axillaire" (182) et terminale (183).



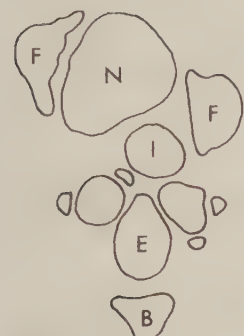
176a



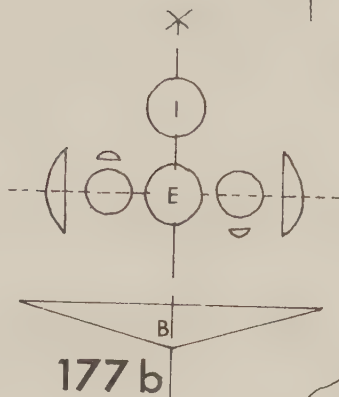
176b



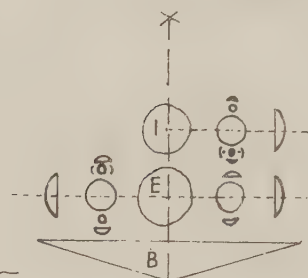
178a



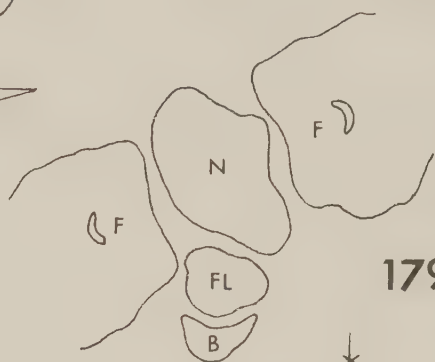
177a



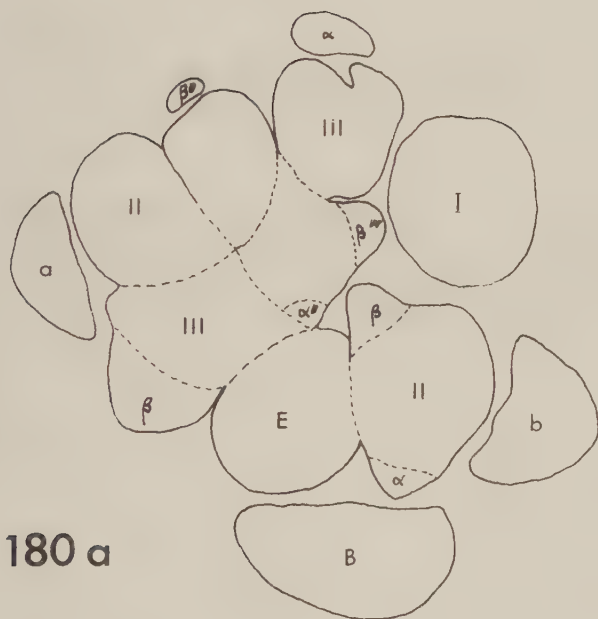
177b



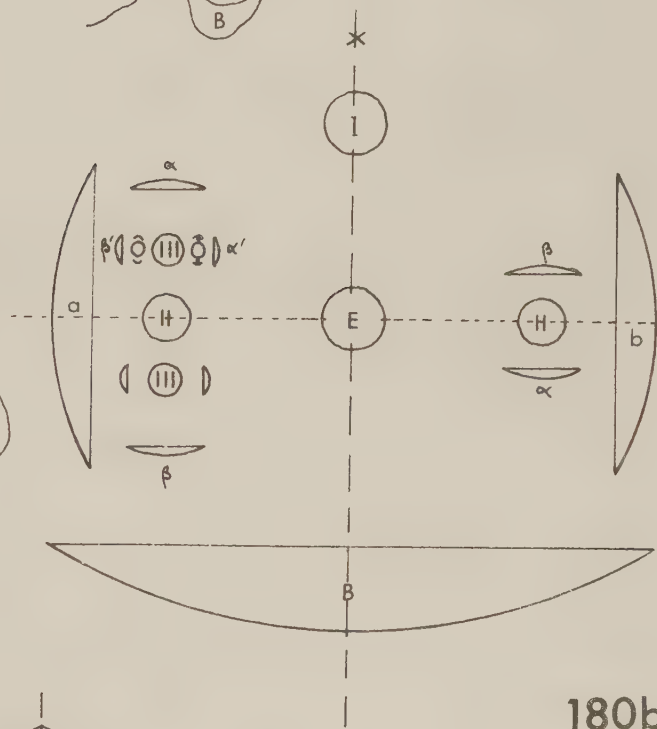
178b



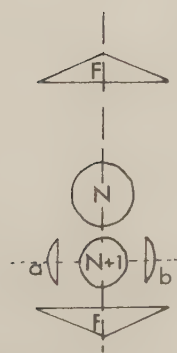
179



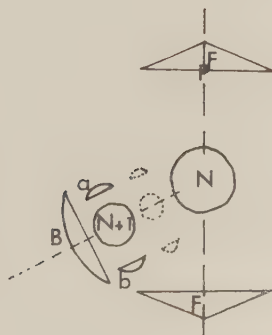
180a



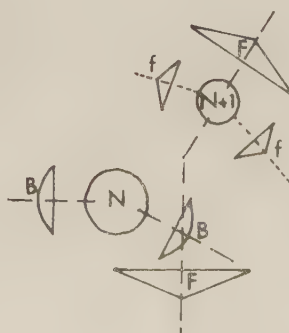
180b



181



182



183

## PLANCHE XXXI

---

### Fig. 184 à 190 - Formation de B, I et E chez l'*Arauja sericifera*.

Au stade de la figure 184, l'inflorescence IN est encore une masse primordiale indivise, mais une coupe longitudinale (185) dans le plan indiqué par un trait sur la figure 184 y montre l'initiation de la bractée B avec des divisions périclinales qui atteignent la deuxième assise tunicale.

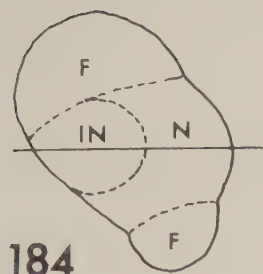
Ces deux éléments, bractée et inflorescence, subissent une croissance transverse et longitudinale (186 et 187), la shell-zone, sz, étant étirée.

L'inflorescence forme une bractée b puis les premiers sépales S de la fleur interne I (188b) et c'est à ce stade qu'une masse méristématique s'individualise en position axillaire de B et à l'origine du bras externe E (188a, coupe située à 80  $\mu$  sous 188b ; 189).

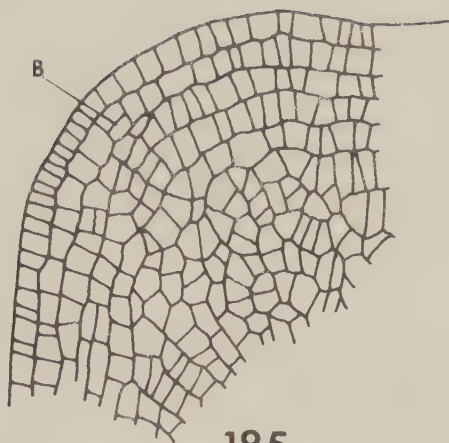
Plus tard (190), on reconnaît à l'aisselle de b un bourgeon qui évoluera en cyme.

### Fig. 191 à 197 - Formation de B, I et E chez l'*Asclepias curassavica* (les coupes longitudinales sont ici représentées à un plus faible grossissement que les coupes transversales).

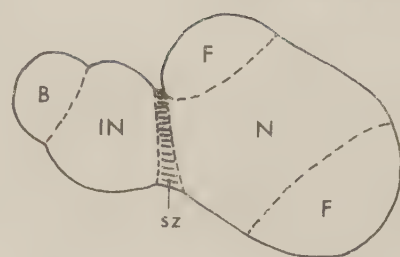
Le premier stade de l'inflorescence (191) est le même que chez l'*Arauja*, mais la croissance du primordium le déforme très tôt et dans cette masse déformée s'individualisent rapidement d'abord la bractée (192, 193) puis deux éléments qui constitueront les bras I et E (194, 195) ; l'élément E évolue tout de suite en cyme bipare (196, 197).



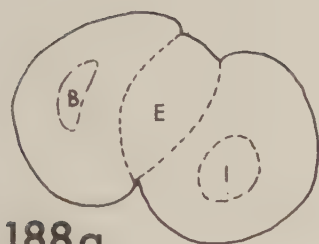
184



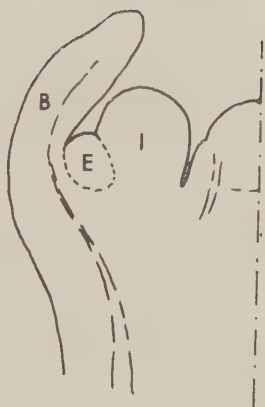
185



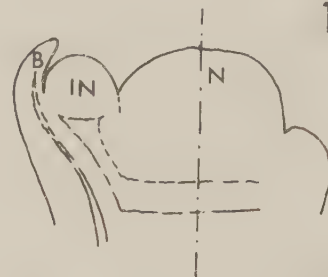
186



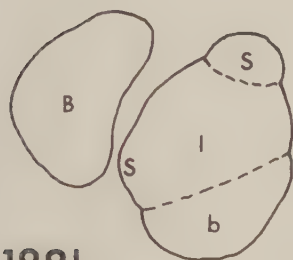
188a



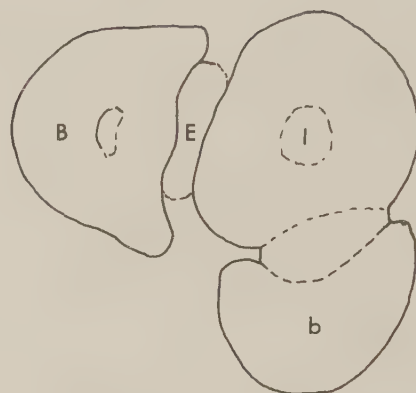
189



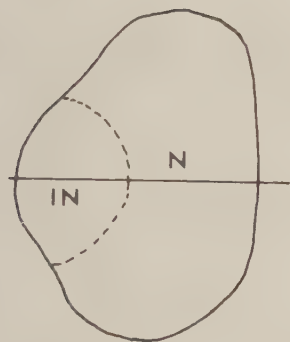
187



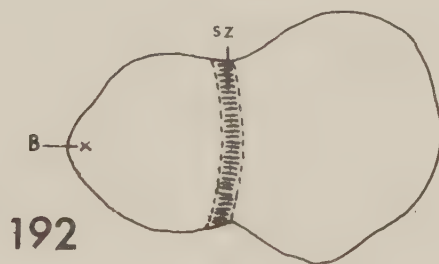
188b



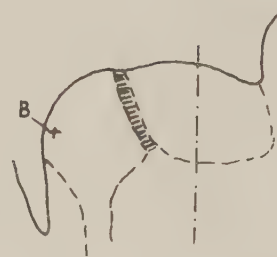
190



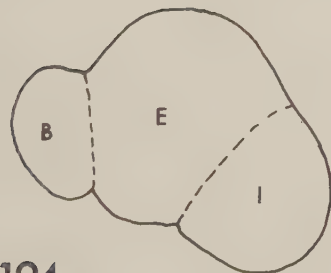
191



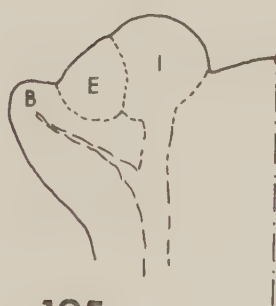
192



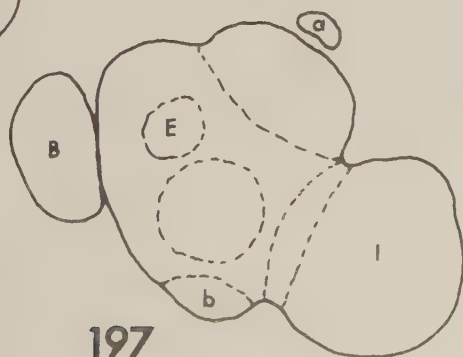
193



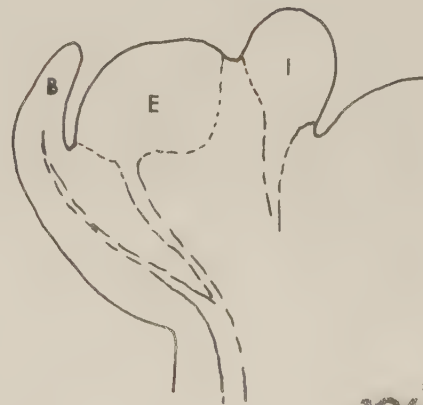
194



195



197



196

Fig. 198 - Diagramme d'un niveau fertile d'une pousse du Vincetoxicum officinale : ce niveau comporte deux feuilles et une inflorescence "extra-axillaire" et la feuille proche de l'inflorescence, réduite comme une bractée, F-B, est fertile.

Fig. 199 - Diagramme du premier niveau fertile d'une pousse du Vincetoxicum officinale avec mise à fleur à l'aisselle de l'une des deux feuilles alors réduite à une bractée, F - B.

Fig. 200 - Premier niveau fertile d'une pousse du Gomphocarpus fruticosus avec les mêmes éléments que le Vincetoxicum de la figure 198, mais l'ensemble de la feuille et de son inflorescence axillaire est placé au sommet d'un hypophylloclade, HP, tout comme l'ensemble B, I et E de l'inflorescence "extra-axillaire".

Fig. 201 à 204 - Développement de l'hypophylloclade chez l'Arauja sericifera.

Au moment où B reçoit des cellules procambiales, cp, la shell-zone, sz, est élargie, mais d'égale épaisseur partout, éloignant l'ensemble inflorescentiel de l'axe N (201) ; cette croissance intercalaire basale qui a lieu d'abord suivant une direction générale oblique devient plus importante sous la moitié abaxiale de l'ensemble B - IN (202) amenant l'axe général de croissance proche de la verticale. Les cellules de la base de l'ensemble latéral commencent à se différencier (203) avec notamment l'apparition de laticifères dont l'orientation indique un niveau nodal, n, et un axe de type internodal, en ; c'est à ce moment seulement qu'un méristème intercalaire basal propre à l'inflorescence s'individualise (203, 204).

Fig. 205 - Coupe dans un bourgeon fertile de l'Apocynum venetum : les feuilles 1 à 8 sont alternes, mais placées comme dans une translation hélicoïdale ; les bractées (9 à 14) de la grappe terminale se placent dans cette suite phyllotaxique ; la feuille 8 et les bractées axillent chacune une inflorescence I et la grappe se termine par une fleur FL.

Fig. 206 - Diagramme d'une portion de pousse fertile d'un Asclepias curassavica : le niveau 1 est normalement constitué avec deux feuilles et une inflorescence (hachures) ; le niveau 2 comprend deux feuilles, une inflorescence et une troisième feuille 2' un peu plus haute, placée sur une orthostique inflorescentielle ; le niveau 3 comporte quatre pièces foliaires ; les niveaux suivants sont des niveaux mixtes du type habituel.

Fig. 207 - Coupe dans un bourgeon fertile du Cynanchum pycnoneuroides : les feuilles sont par verticille de cinq (verticilles 1 et 2) ; le verticille 3 comprend encore cinq organes, mais trois feuilles et deux inflorescences (hachures).

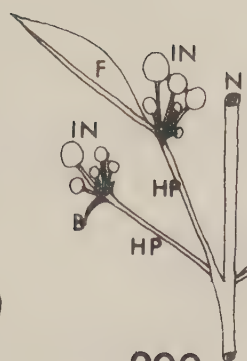
Fig. 208 - Développée de la portion terminale d'un article du Rauwolfia vomitoria : après un certain nombre de verticilles de quatre feuilles à bourgeon peu développé apparaît un dernier verticille de quatre rameaux latéraux axillaires de bractées (pointillés) ; ce verticille n est emboîté dans le précédent. Les organes latéraux peuvent se placer sur quatre hélices dextres (H1, H2, H3 et H4) ou sénestres.

Fig. 209 - Développée d'une pousse d'un Cynanchum pycnoneuroides (voir aussi la figure 207) dans une zone comportant deux inflorescences (hachures) : le couplage de chaque inflorescence avec une feuille du verticille précédent et le léger chevauchement des deux organes couplés permettent de tracer deux donc cinq hélices sénestres.

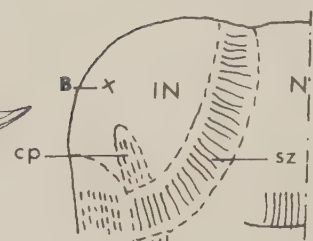
Fig. 210 - Développée d'une pousse d'un Apocynum venetum dans la zone de passage de l'état végétatif à l'état inflorescentiel (voir aussi la figure 205) : le couplage le long de chacune des hélices de la dernière feuille végétative, fertile ou non, avec la première bractée fertile place finalement l'ensemble 9 anormalement plus bas que la feuille 8.



205



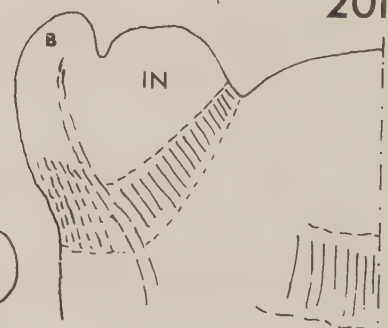
200



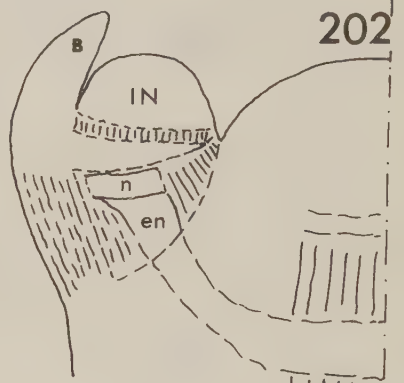
201



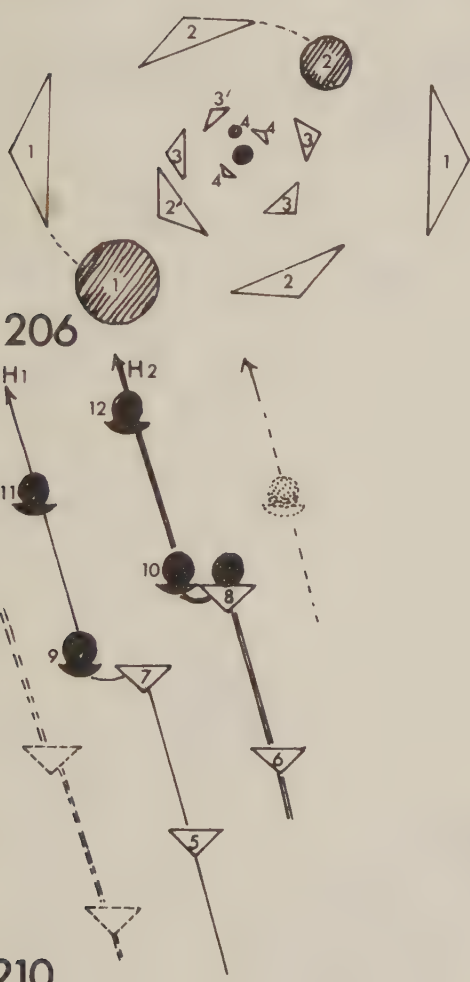
207



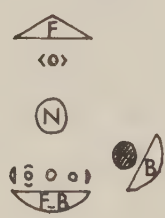
202



203



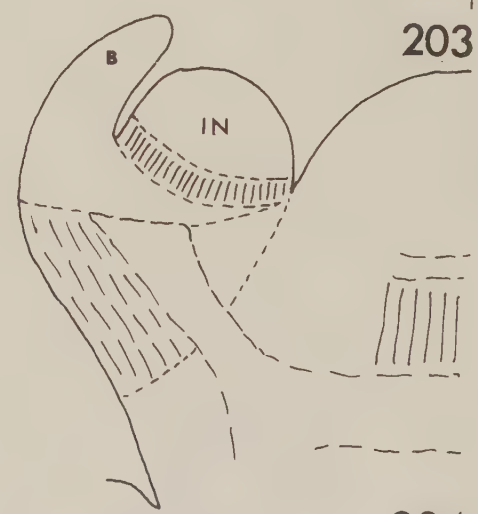
206



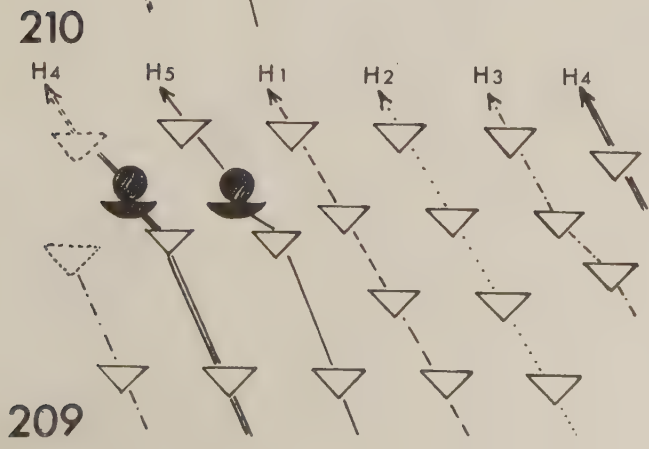
198



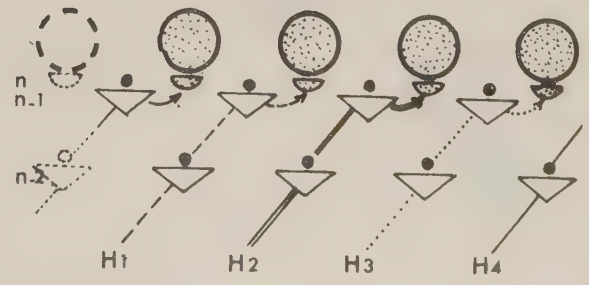
199



204



209



208

### PLANCHE XXXIII

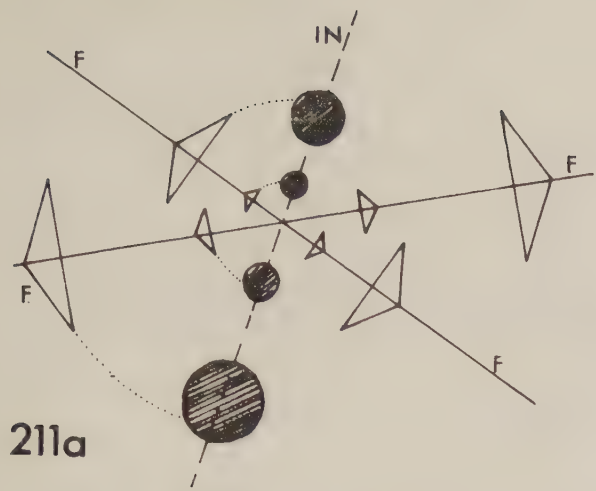
---

Fig. 211 - Diagramme (211a) et développée (211 b) d'une pousse fertile d'un Asclepias curassavica : répartition des feuilles sur quatre orthostiques F et des inflorescences sur deux orthostiques IN.

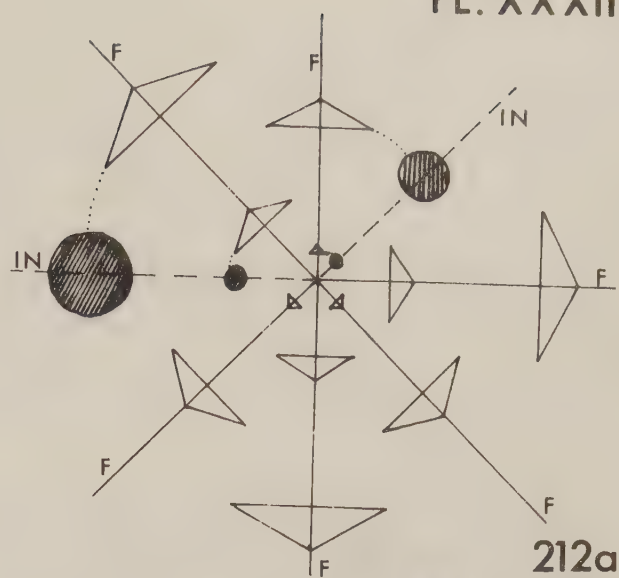
Fig. 212 - Diagramme et développée d'une pousse fertile d'un Ceropegia stapelii-formis avec six orthostiques foliaires et deux inflorescentielles.

Fig. 213 - Coupe dans un bourgeon d'Echidnopsis archeri avec répartition irrégulière des inflorescences (hachures).

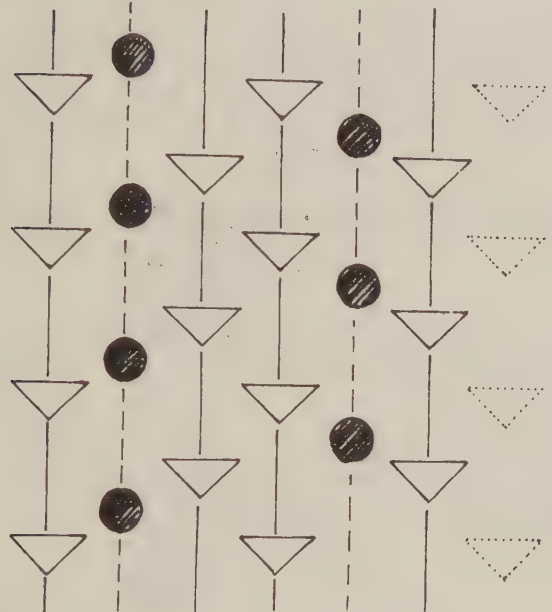
Fig. 214 - Coupe dans un bourgeon de Huernia schneideriana : l'interprétation phyllotaxique est possible avec trois hélices au-dessus des préfeuilles, pf, le premier organe formé par la troisième étant l'inflorescence IN.



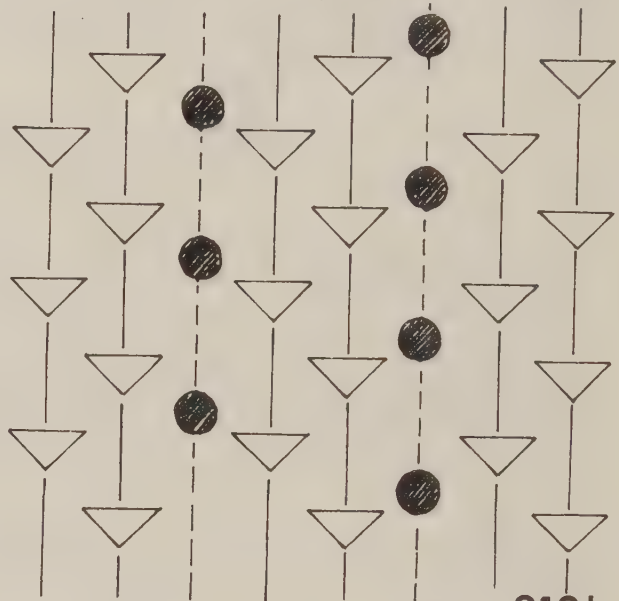
211a



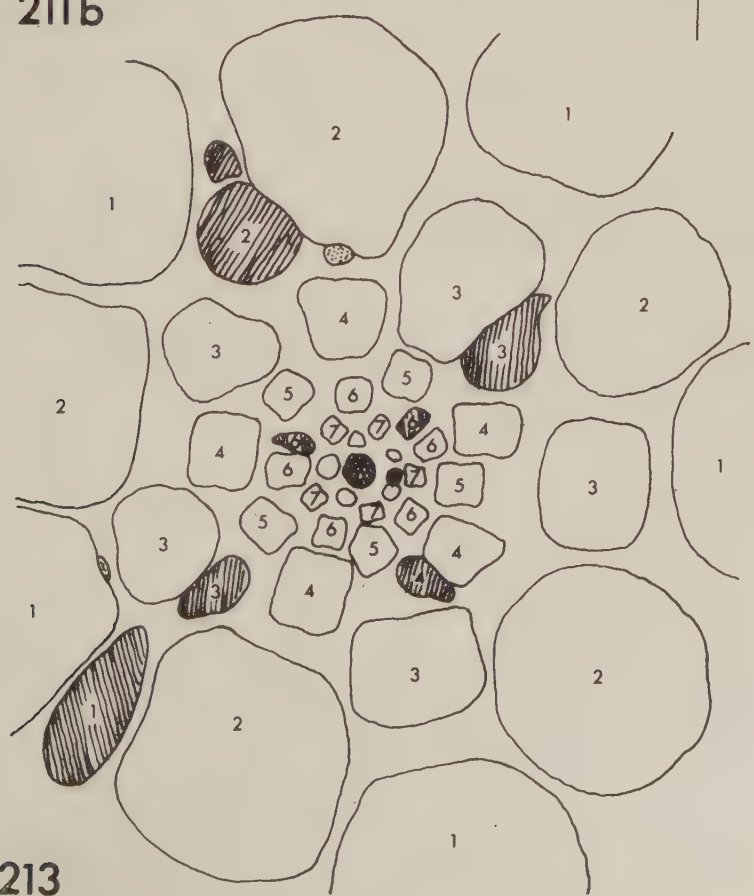
212a



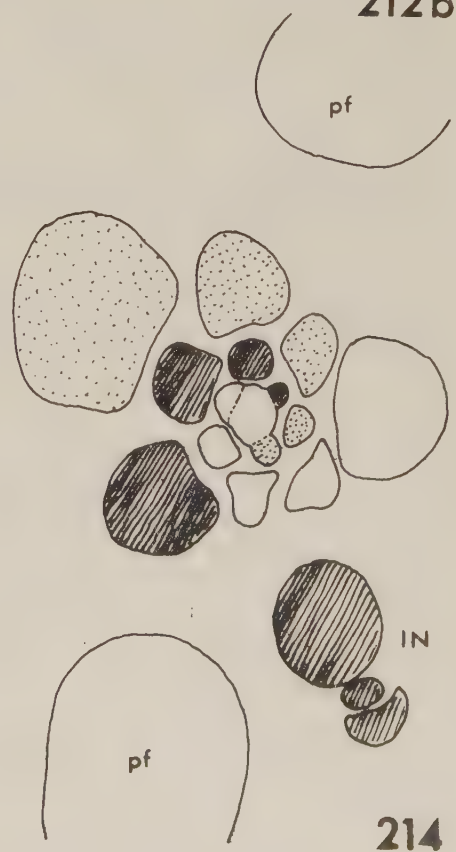
211b



212b



213



214

## PLANCHE XXXIV

---

Fig. 215 - Interprétation du diagramme d'une pousse fertile d'Asclepias curassavica avec deux hélices, H1 et H2, et fonctionnement arythmique alterné des deux centres.

Fig. 216 - Coupe dans un bourgeon de Stapelia mutabilis interprétée avec deux hélices.

Fig. 217 - Coupe dans un bourgeon de Huernia macrocarpa : après le niveau des préfeuilles, 1 et 1', l'un des centres donne naissance coup sur coup à l'inflorescence 2' et la feuille 2" pendant que l'autre centre élabore la feuille 2 ; l'écart angulaire pour les couples foliaires 3-3' et 4-4' s'accroissant, il apparaît un troisième centre à partir du niveau 5.

Fig. 218 - Coupe dans un bourgeon de Huernia penzigii dans lequel apparaît également un troisième centre après les feuilles 2.

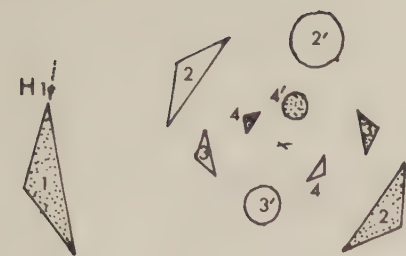
Fig. 219 - Interprétation du diagramme d'une pousse fertile d'Asclepias curassavica avec deux centres à fonctionnement rythmique et phyllotaxie bijuguée.

Fig. 220, 221 - Deux apex de pousse fertile d'Arauja sericifera : après avoir formé deux couples foliaires successifs, 2-2' et 3-3' (220), le méristème terminal élabore un couple d'inflorescences, 4-4' (221), très inégales comme les feuilles 3 et 3' et c'est l'inflorescence 4' qui restera associée au niveau 3, plus près de la feuille 3'.

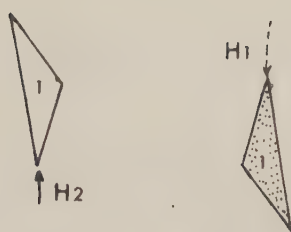
Fig. 222 - Apex de pousse fertile d'Asclepias curassavica (deux coupes séparées par un intervalle de 90  $\mu$ ) : le méristème est déjà allongé dans le plan de futures initiations des  $F_{n+1}$  (222a) et la base de l'apex (222b) montre les rapports chronologiques entre les pièces du groupe final, n, placées dans l'ordre  $INF_n$ ,  $F_n$  puis  $F'_n$  ; cela indique que le méristème terminal élabore deux couples foliaires successifs n et n + 1.

Fig. 223, 224 - Deux apex fertiles de Ceropegia stapeliiformis : le méristème terminal, après avoir formé deux paires de feuilles asynchrones, 1-1' et 2-2', élabore un couple d'inflorescences asynchrones, 3-3'.

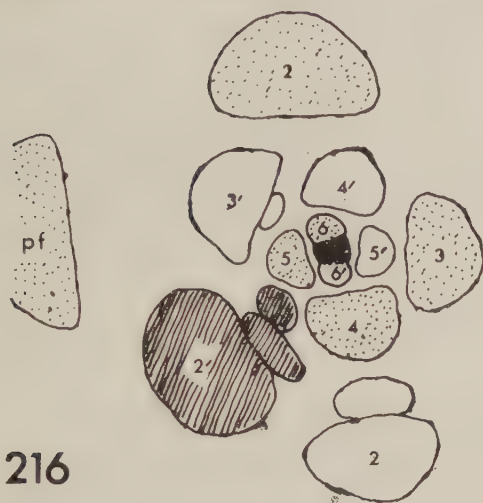
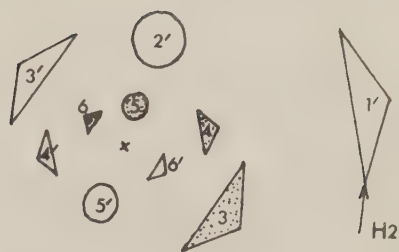
Fig. 225 - Diagramme d'une pousse fertile de Piранthus parvulus montrant l'apparition irrégulière des inflorescences par ailleurs non bloquées au niveau d'une feuille.



215



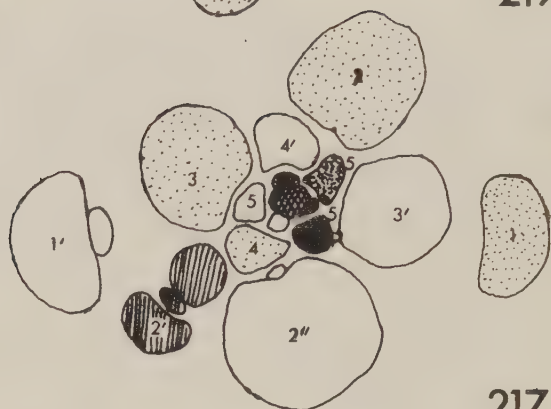
219



216



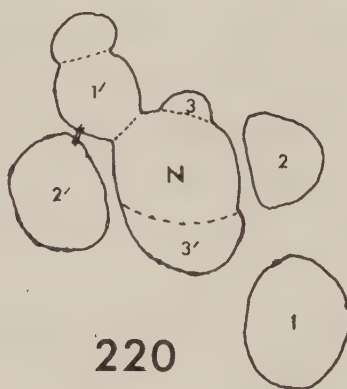
220



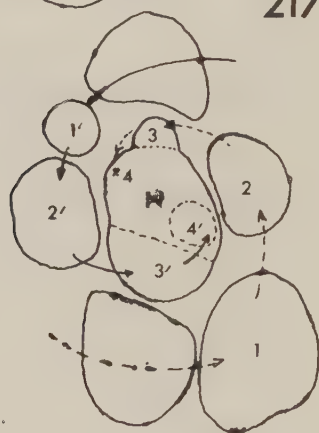
217



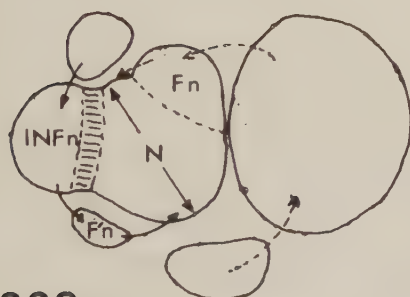
218



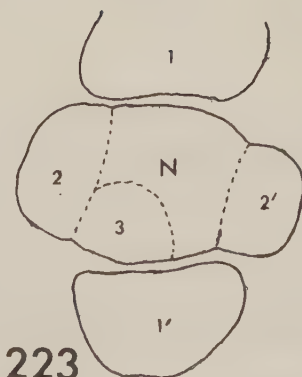
220



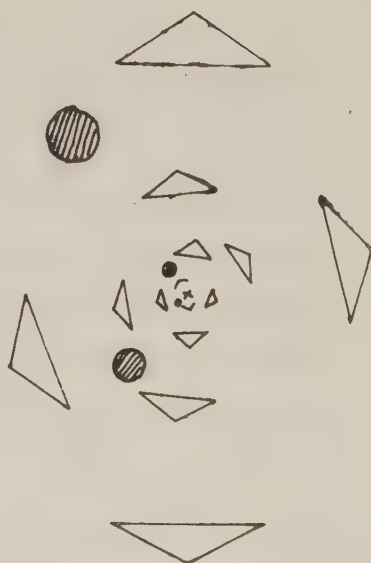
221



222a



223



## RESUME

### 1. LES PHENOMENES DE SYMPODISATION EN MORPHOGENESE ET MORPHOLOGIE DES ANGIOSPERMES.

D'après les auteurs, le phénomène de sympodisation se réalise suivant deux procédés selon que le mécanisme de rejet est perceptible ou non : quand il est perceptible, il apparaît comme la conséquence du développement de l'élément usurpateur, que ce développement soit précoce comme chez le Myosotis alpestris ou tardif comme chez le Fumaria capreolata ; quand le mécanisme de rejet n'est pas perceptible au cours d'observations ontogéniques, certains auteurs comme Troll considèrent qu'il y a formation congénitale du sympode.

L'étude ontogénique continue chez quelques espèces nous a amené à distinguer deux phénomènes pour la mise en place de l'élément usurpateur : une courbure autonome du méristème terminal au moment de la transformation florale ou inflorescentielle et un rejet latéral subi passivement par le méristème reproducteur à la suite du développement du bourgeon usurpateur. Ces deux mécanismes interviennent, et dans cet ordre, pour des espèces comme Vinca rosea ou Hoya bella ; le deuxième intervient seul pour d'autres comme Myosotis alpestris ou Fumaria capreolata.

Quelle est la valeur de la notion de formation congénitale d'un sympode ? D'une part, l'examen du mécanisme d'usurpation chez un certain nombre d'espèces montre une gradation dans la précocité d'usurpation, allant de l'usurpation tardive à partir d'un bourgeon axillaire d'apparition tardive à une usurpation très précoce à partir d'un bourgeon axillaire d'apparition très précoce. D'autre part, une même gradation s'observe, avec les monopodes, dans la précocité des bourgeons latéraux avec, comme limite, le cas de certaines espèces d'Asclépiadacées du type de l'Oxypetalum coeruleum : pour de telles espèces, certains auteurs donnent une interprétation en termes de construction sympodiale ; dans ce cas, comme aucun mécanisme de rejet n'est perceptible, cela constituerait un bon exemple de sympode congénitalement monopodisé ; or l'étude ontogénique indique une construction monopodiale, mais avec rameaux latéraux inflorescentiels d'apparition très précoce.

Il apparaît alors que toute la difficulté provient d'une certaine similitude entre les cas limites : pour un monopode dont les rameaux latéraux apparaissent dans le méristème et pour un sympode avec bourgeon usurpateur naissant aussi dans le méristème. En montrant qu'il n'y a qu'une apparence de similitude, nous refusons toute valeur à la notion de formation congénitale d'un sympode en morphogenèse.

Nous constatons d'autre part, du point de vue méthodologique, que si, dans certains cas, la morphologie comparée, les diagrammes de ramification ou même l'organogenèse de la pousse constituent des méthodes satisfaisantes pour la résolution d'un problème de construction monopodiale ou sympodiale, il est parfois nécessaire de procéder à une étude ontogénique attentive.

## II. LA NOTION DE RAMIFICATION DICHOTOME CHEZ LES ANGIOSPERMES.

Il s'agit là encore d'une notion qui peut paraître clairement définie, mais la difficulté d'application, qui apparaît dans le désaccord entre les auteurs quant aux exemples de ramification dichotome, indique bien qu'il n'y a pas de définitions satisfaisantes permettant de caractériser les différents types de ramification.

Cette difficulté a été récemment ressentie par Nolan qui a dû redéfinir la ramification terminale, ajoutant d'ailleurs aux exemples déjà connus chez les Angiospermes celui d'Asclépiadacées du modèle de l'Asclepias syriaca.

C'est également cette difficulté qui a amené Bugnon à proposer des définitions pour les différents types de ramification : les critères utilisés font intervenir les modalités de croissance en longueur de l'organe qui sera soumis à ramification et la variation éventuelle de la polarité de croissance de cet organe au moment de la ramification.

En essayant d'utiliser les mêmes critères, nous avons entrepris une étude de cas considérés comme problématiques : chez des Asclépiadacées (Arauja sericifera, Gomphocarpus fruticosus) du modèle de l'Asclepias syriaca pour lequel Nolan voit une ramification dichotome avec deux branches à destinées différentes ; chez des Apocynacées (Carissa, Tabernaemontana) où l'image de bifurcation est plus caractérisée à cause de deux branches équivalentes. Dans tous les cas, il s'agit de ramification latérale anticipée, d'ailleurs connue chez d'autres Angiospermes.

Nous adoptons donc les critères proposés par Bugnon puisqu'ils ont permis d'interpréter sans difficulté des cas litigieux.

Il nous semble même que nous pouvons conclure à l'absence totale de la dichotomie dans la tige normale des Angiospermes.

Enfin, nous pouvons proposer une méthode générale d'étude des phénomènes de ramification.

### III - LA NOTION DE RAMEAU OCCUPANT UN SITE FOLIAIRE, CHEZ LES ANGIOSPERMES.

Nous avons constaté que chez les Asclépiadacées à inflorescences latérales paraissant extra-axillaires, celles-ci naissent au sein du méristème comme les feuilles. Une telle inflorescence provient-elle de l'évolution particulière d'un territoire initial primitivement à destinée foliaire, le site foliaire, ou bien résulte-t-elle d'une activité organogène nouvelle du méristème élaborant dans ce cas des sites gemmaires alors que, d'habitude, il forme des sites foliaires ?

La première idée, celle d'un site foliaire évoluant suivant les cas soit en feuille soit en bourgeon, est née historiquement de l'étude de Ptéridophytes (Wardlaw) à partir de faits spontanés ou provoqués ; elle fut ensuite appliquée au cas des Angiospermes par Cutter, Raju, etc.

Nous faisons une étude critique de cette notion de rameau occupant un site foliaire sur des espèces du genre Rauwolfia qui s'y prêtent particulièrement bien. Après examen, chez le Rauwolfia vomitoria, de la structure du méristème, de la formation des feuilles et de leurs bourgeons, de la formation des rameaux anticipés, en utilisant, comme terme de comparaison, l'étude de la formation des feuilles et des rameaux anticipés chez le Rauwolfia canescens, il apparaît que, chez les Rauwolfia, l'ensemble de la bractée et de son bourgeon anticipé naît simultanément à partir d'un même territoire initial, le site organogène, qui occupe au sein du méristème terminal la même situation qu'un site foliaire.

L'analyse de l'évolution de ces sites organogènes chez les Rauwolfia, chez d'autres Apocynacées (Carissa, Tabernaemontana) et chez quelques autres Angiospermes

nous amène à exprimer le fait de la façon suivante : dans un méristème caulinaire terminal, l'activité organogène se manifeste par la création de foyers d'organogenèse à l'origine soit d'une feuille seule, soit de feuille + bourgeon, soit enfin d'un bourgeon seul. Cela n'implique pas une homologie fondamentale entre une feuille et un bourgeon.

#### IV - LE GROUPE DES APOCYNACEES - ASCLEPIADACEES ET LA NOTION D'ORGANES RESULTANT D'UNE MISE A FLEUR INACHEVEE.

Chez les Angiospermes, des organes particuliers ou plus simplement certains types de construction de la pousse paraissent pouvoir s'interpréter comme le résultat d'une mise à fleur inachevée : certaines vrilles (exemple : Passifloracées) et certaines épines (Bougainvillea), à cause de leur situation sur la pousse et de l'existence de formes intermédiaires entre ces organes et des inflorescences normales, ont été interprétées comme inflorescences stériles ; bien qu'elles portent des organes végétatifs, certaines portions de pousses sont construites comme des inflorescences (exemple : Mirabilis jalapa) ; enfin, l'observation<sup>est</sup> assez courante de la formation d'une feuille au lieu d'une fleur dans une inflorescence ou d'une pièce florale dans une fleur.

Nous ajoutons de nouveaux exemples pris dans le groupe des Apocynacées-Asclépiadacées en montrant que chez des Carissa le système épineux est une inflorescence sans fleur, que chez les Rauwolfia et Tabernaemontana les rameaux anticipés sont des "pousses de renfort" végétatives, que, dans les pousses mixtes d'Asclépiadacées à inflorescences latérales "extra-axillaires", l'apparition accidentelle de feuilles dans les secteurs inflorescentiels s'interprète comme un inachèvement de la mise à fleur.

En examinant, pour un certain nombre d'Angiospermes, les cas qui de toute évidence relèvent d'une mise à fleur incomplète et en ordonnant ces exemples, nous constatons que dans le déroulement du programme d'évolution ontogénique qu'on appelle la mise à fleur, l'inachèvement, par avortement pur et simple ou par déviation vers un autre programme, peut intervenir à toutes les phases.

#### V - LES ASCLEPIADACEES ET LA NOTION D'HELICES ORGANOGENES MATERIALISEES PAR LES COTES CHEZ LES PLANTES CACTIFORMES.

Dans le cadre de la compréhension des faits de phyllotaxie, le système des côtes chez des plantes cactoides a déjà fait l'objet d'une interprétation selon laquelle

les côtes matérialiseraient des hélices (Plantefol, Jonsson, Loiseau).

Comme les Asclépiadacées présentent, à côté d'espèces à morphologie habituelle, un certain nombre de genres à port cactolde et système de côtes, on pouvait attendre d'une comparaison entre ces deux types morphologiques qu'elle apporte des arguments confirmant ou non cette hypothèse.

Dans sa structure et dans son fonctionnement, un méristème terminal de pousse cactolde à côtes ne diffère pas de celui d'une espèce non cactolde.

La formation des côtes, qui est le résultat d'une importante croissance diamétrale dans les plans foliaires, est un processus secondaire par rapport à l'initiation d'une feuille et à son évolution en primordium ; les côtes se trouvent ainsi associées aux feuilles pour une raison physiologique et non parce qu'elles ont valeur de portion appendiculaire fusionnée avec l'axe.

Pour une interprétation phyllotaxique, l'étude morphologique des différents systèmes de côtes, de leur modification spontanée par apparition ou disparition des côtes, des rapports entre ces modifications et la mise à fleur fait apparaître deux ensembles de faits contradictoires : on observe des phénomènes hélicoïdaux dont certains se rencontrent également chez des espèces non cactoldes et, à cause de cela, nous sommes tenté de choisir l'hypothèse d'hélices foliaires non redressées comme pour les espèces non cactoldes ; mais, comme nous notons également quelques phénomènes longitudinaux, dont le système des côtes lui-même, on constatera que le choix d'une interprétation n'est pas aussi simple qu'il a pu paraître au premier abord.

## VI - ORGANISATION ET FONCTIONNEMENT DES POUSSES D'ASCLEPIADACEES A INFLORESCENCES LATERALES ET "EXTRA-AXILLAIRES".

On connaît le problème qui s'attache aux Asclépiadacées et la diversité des opinions émises quant à la valeur morphologique des inflorescences "extra-axillaires". Nous avons montré (chapitre I) que ce terme d'inflorescence "extra-axillaire" recouvre en fait deux catégories d'inflorescences, l'une terminale et l'autre latérale, pour un même placement final interpétioleaire.

Concernant les inflorescences latérales paraissant extra-axillaires, un

certain nombre de faits sont mis en évidence à propos de leur diagramme de ramification en comparaison de celui d'inflorescences latérales axillaires et d'inflorescences terminales, à propos de l'ontogénie de leurs différents constituants. De toutes les interprétations possibles, la seule vraiment compatible avec ces faits est celle déjà retenue par Bugnon : l'inflorescence est constituée d'une bractée axillante, de deux bourgeons axillaires superposés et l'ensemble bractée-bourgeons est placé au sommet d'un hypophylloclade ; pour l'ensemble de la pousse, l'auteur imagine une construction à partir de deux centres générateurs à fonctionnement arithmique.

Nous apportons des arguments nouveaux en faveur des éléments de cette hypothèse relatifs à l'inflorescence elle-même. Pour ce qui concerne la phyllotaxie de la pousse fertile, nous avons envisagé toutes les hypothèses, mais aucune ne s'accorde avec tous les faits à la fois : couplage d'une inflorescence avec une feuille végétative, rythmes variables de production des inflorescences, comparaison avec la phyllotaxie végétative.

Quelle que soit la solution phyllotaxique, un autre problème de fonctionnement du méristème caulinaire apparaît dans le fait que la mise à fleur affecte certains secteurs de celui-ci, alors que les autres secteurs continuent à élaborer des feuilles végétatives. Cette dysharmonie ne correspond pas à une hétérogénéité sectoriale du méristème du point de vue histo-cytologique, bien que dans sa structure le méristème de la pousse mixte soit différent du méristème purement végétatif.

INDEX ALPHABETIQUE DES ESPECES

- Adenia tenuispira* HUTCH. : 76  
*Alyssum maritimum* LAMK. : 78  
*Apocynum venetum* L. : 135, 136  
*Arauja sericifera* BERT. : 41, 46, 127, 134, 142, 143  
*Asclepias angustifolia* DCNE. : 85  
" *curassavica* L. : 21, 50, 118, 126, 128, 137, 139, 142  
" *incarnata* L. : 21, 104, 120  
" *syriaca* L. : 24, 35, 45  
*Asteracantha longifolia* NEES : 76  
*Barleria prionitis* L. : 76  
*Blumenbachia hieronymi* URBAN : 6, 8  
*Bougainvillea spectabilis* WILLD. : 75  
*Caralluma arachnoidea* BALLY : 109  
" *joannis* MAIRE : 101  
" *lavroni* RAUH et VERTEL : 101  
" *peckii* BALLY : 109  
" *plicatiloba* LAVR. : 100  
" *pruinosa* N.E.BR. : 136  
*Carissa arduina* LAMK. : 81  
" *edulis* VAHL. : 81  
" *macrocarpa* A. DC. : 15, 22, 26, 48, 69, 79  
*Ceropegia stapeliiformis* HAW. : 133, 139, 142  
*Cissus tweediana* PLANCH. : 47  
*Chlorophytum comosum* BAKER : 88  
*Connarus fasciculatus* PLANCH. : 4  
*Cynanchum acutum* L. : 118  
" *compactum* CHOUX : 120  
" *pycnoneuroides* CHOUX : 20, 125, 129, 136, 137, 138  
*Cynocrambe prostrata* L. : 5  
*Decabelone elegans* DCNE : 92  
*Dictyopteris membranacea* BATTERS : 32, 38  
*Dictyota dichotoma* LAMOUROUX : 32, 38  
*Digitalis purpurea* L. : 26  
*Dischidia benghalensis* COLEBR. : 123  
" *hirsuta* DECNE : 123  
" *nummularia* R. BR. : 123  
" *sagittata* DECNE : 123  
*Dryopteris dilatata* A. GRAY : 61  
*Duvalia corderoyi* N.E.BR. : 100, 114  
*Echidnopsis archeri* BALLY : 21, 97, 139  
" *cereiformis* HOOK. : 96, 99  
*Edithcolea grandis* N.E.BR. : 101, 113, 120, 122  
*Euryale ferox* SALISB. : 58  
*Frerea indica* DALZ. : 126  
*Fumaria capreolata* L. : 10, 15  
*Gleditsia triacanthos* L. : 76, 80  
*Gomphocarpus fruticosus* R.BR. : 24, 44, 46, 118, 133, 142  
*Gonolobus niger* R.BR. : 124  
*Halopteris filicina* KUTZING : 32  
" *scoparia* SAUVAGEAU : 32, 39

- Hoodia buwisis ? : 96, 97, 100  
Hoya angustifolia TRAILL : 124  
" bella HOOK. : 14, 19, 27, 124  
" carnosa R.BR. : 124  
" multiflora BL. : 124  
Huernia macrocarpa N.E.BR. : 95, 141  
" penzigii N.E.BR. : 95, 97, 99, 114, 141  
" schneideriana BRGR : 95, 96, 97, 99, 140, 141  
Hydrocharis morsus-ranae L. : 26, 36, 48  
Hyphaene thebaica MART. : 34, 37  
Iodes liberica STAPF. : 5  
Juncus supinus MOENCH : 88  
Luckhoffia beukmanii WH. et SL. : 100  
Lycopodium chinense CHRIST. : 60  
" selago L. : 60  
" serratum THUNB. : 60  
Marsdenia erecta R.BR. : 120, 129  
Mirabilis jalapa L. : 11, 22, 27, 37, 76  
Myosotis alpestris SCHMIDT : 10, 15, 71  
Nasturtium officinale R.BR. : 22  
Nicotiana glutinosa L. : 10  
Nuphar luteum SM. : 34, 58  
Nymphaea alba PRESL. : 58  
Osmunda cinnamomea L. : 61  
Oxypetalum coeruleum DECNE : 16, 20, 27, 118, 125  
Pelargonium zonale AITON : 8  
Pentopetia cotoneaster COST. et GALL. : 129  
Phytolacca decandra L. : 10, 15  
Piaranthus parvulus N.E.BR. : 136, 145  
Pinguicula alpina L. : 72  
" lusitanica L. : 72  
" vulgaris L. : 60, 72  
Poa bulbosa L. : 87  
Polycarpon tetraphyllum L. : 81  
Potentilla reptans L. : 88  
Prunus spinosa L. : 80  
Rauwolfia canescens L. : 66, 67, 82  
" vomitoria AFZEL : 62, 67, 82, 88, 89, 135  
Rhamnus catharticus L. : 5  
Sambucus nigra L. : 35  
Sarcostemma viminale R.BR. : 105  
Scinaia furcellata BIVONA : 38  
Selaginella kraussiana BROWN. : 37  
Silene gallica L. : 7  
Sinapis alba L. : 78  
Solanum tuberosum L. : 59  
Sphacelaria plumula ZANARDINI : 39  
Stapelia atrata TOD. : 97, 101  
" gigantea N.E.BR. : 133  
" hanburyana BERGER et RUEST : 100  
" hirsuta L. : 93  
" mutabilis JACQ. : 85, 101, 107, 141  
" variegata L. : 25, 101  
" verrucosa MASS. : 123

- Syringa vulgaris* L. : 5  
*Tabernaemontana crassa* BENTH : 51, 84  
" *dichotoma* ROXB. : 51, 69, 83  
*Taonia atomaria* J. AGARDH : 38  
*Tilia platyphyllos* SCOP. : 4  
*Trichocaulon pedicellatum* SCHINZ : 98  
*Ulmus campestris* L. : 112  
*Vallisneria spiralis* L. : 26, 47  
*Victoria regia* LINDL. : 58  
*Vinca minor* L. : 24  
" *rosea* L. : 6, 12, 15, 25  
*Vincetoxicum japonicum* MORE et DECNE : 21  
" *officinale* MOENCH : 24, 84, 127, 131  
*Voacanga bracteata* STAPP. : 84



